MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

Received .....

Accession No. .....

Given by .....

Place, ...

*** No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Einundfünfzigster Band.

Mit 28 Tafeln und 90 Figuren im Text.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1898.

1428

Inhalt.

Seite

Ueber die Entwicklung der Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen. Von Ph. Stöhr in Würzburg. Hierzu Tafel I—IV 1

Zur Entwicklung der Hypophyse bei Säugern. Von Dr. Hans Salzer, gew. II. Assistent am anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag. Hierzu Tafel V 55

Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta. Von Dr. Alexander Maximow. (Aus dem Institut für pathologische Anatomie an der Kaiserlichen Medicinischen Militär-Academie zu St. Petersburg; Direktor: Prof. Dr. K. N. v. Winogradow.) Hierzu Tafel VI u. VII 68

Einige Bemerkungen zur Morphologie und Entwicklung der Blutelemente. Von Dr. med. Gregorius Masslow. (Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Charkow [Prof. Kultschitzky].) Hierzu Tafel VIII u. IX 137

Die Entwicklung der äusseren Form des Forellen-Embryo. Von Fr. Kopsch, Assistent am I. anatomischen Institut zu Berlin. Hierzu Tafel X und XI 181

Notiz zu dem Aufsatze O. Frankl's: Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches. Von M. Nussbaum 213

Untersuchungen über Spermatogenese. Von M. v. Lenhossék in Tübingen. (Aus dem anatomischen Institut zu Tübingen.) Hierzu Tafel XII, XIII, XIV und 1 Textfigur 215

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Von Dr. Oscar Hertwig. (Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität.) Hierzu Tafel XV, 2 Tabellen und 36 in den Text gedruckte Figuren 319

Das Centralnervensystem von Carcinus Maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. II. Theil. (3. Mittheilung.) Von Albrecht Bethe. (Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg.) Hierzu Tafel XVI und XVII . . . 382

Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. Von F. K. Studnička in Prag . 452

Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum. Von K. Kostanecki. (Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.) Hierzu Tafel XVIII und XIX . . 461

Seite

Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata. Von Dr. Gakutaro Osawa aus Japan. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.) Mit 53 Figuren im Text . 481

Histologische Untersuchungen über den Einfluss des Schneidens der Haare auf ihr Wachsthum. Von C. W. Bischoff. (Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.) 691

Ueber das Fehlen einer Querschichtung in den Kernen der menschlichen Stäbchensehzellen. Von W. Flemming, Prof. in Kiel 704

Beiträge zur Kenntniss der Milchsecretion. Von Dr. med. L. Michaelis. (Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität.) Hierzu Tafel XX und XXI 711

Helminthologische Beobachtungen. Zur Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus Gmel. Von Dr. v. Linstow in Göttingen. Hierzu Tafel XXII 747

Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Die weiblichen Geschlechtsorgane. Von Dr. Gakutaro Osawa aus Japan. (Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.) Hierzu Tafel XXIII, XXIV und XXV 764

Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung. Von Hans Beissner. (Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.) Hierzu Tafel XXVI 794

Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (Cyprinus auratus). Von Dr. med. Karl Krause. (Aus dem Dr. Senckenbergischen pathologisch-anatomischen Institut zu Frankfurt a. M.) Hierzu Tafel XXVII 820

Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocyten in den Athemröhren der Janellen. Von Prof. L. Plate (Berlin). Hierzu Tafel XXVIII 839

Bemerkung zu M. Nussbaum's Notiz über meinen Aufsatz „Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches". Von Dr. O. Frankl, Wien 857

Ueber die Entwicklung der Darmlymphknötchen und über die Rückbildung von Darmdrüsen.

Von

Ph. Stöhr in Würzburg.

Hierzu Tafel I—IV.

In der 9. Versammlung der anatomischen Gesellschaft hat Retterer über den Ursprung der geschlossenen Follikel des Darmrohres (Noduli lymphatici N. A) vorgetragen; die Schlüsse, zu denen er auf Grund jahrelanger, an den verschiedensten Säugethieren angestellter Untersuchungen gelangt ist, lauten:

Zellen epithelialen Ursprunges tragen zur Bildung der geschlossenen Follikel der Mandeln und der Peyer'schen Plaques bei. Diese Zellen stammen von epithelialen Knospen, welche das mesodermale Gewebe einhüllt, und bilden sich zu lymphoiden Elementen um. Das folliculäre Gewebe ist also aus epithelialen Elementen und aus mesodermalen oder bindegewebigen Elementen zusammengesetzt (31 pag. 9).

In der an diesen Vortrag anschliessenden Discussion ist auf eine Reihe analoger Vorgänge hingewiesen worden; Retterer's Ansicht, dass Epithelzellen sich zu lymphoiden Elementen umwandeln, hat bei dieser Gelegenheit Freunde und Gegner gefunden; ich für meine Person habe stets unter den Reihen der Gegner derartiger Anschauungen gestanden, denn, wo immer ich die diesbezüglichen Angaben durch Nachuntersuchungen geprüft habe, immer wieder hat sich herausgestellt, dass diese Ansicht auf Täuschungen beruhte, dass die von den betreffenden Autoren

als Beweismaterial herangezogenen Bilder in ganz anderer Weise zu verstehen sind. Das ist auch bei den Arbeiten Retterer's der Fall.

I.

Es ist nicht meine Absicht, noch einmal in extenso auf unsere Differenzen hinsichtlich der Entwicklung der Mandeln einzugehen; ich habe die Gründe, welche die Hypothese Retterer's für mich unannehmbar machen, schon eingehend erörtert. Allein es scheint mir doch nicht rathsam, die ganze Discussion darüber zu schliessen, denn es handelt sich hier nicht um eine kleine Spezialfrage, sondern um Dinge von weittragender Bedeutung, Dinge, die auch für die pathologische Anatomie von grosser Wichtigkeit sind. So möchte ich denn für diejenigen, welche nicht auf Grund analog scheinender Prozesse (die nach meinen Erfahrungen gar nicht als entscheidend herangezogen werden können), sondern durch Untersuchungen desselben Objectes sich ein eigenes Urtheil bilden wollen, eine Wegleitung schaffen, indem ich die strittigen Punkte noch einmal scharf präcisire. Es scheint mir das um so nothwendiger zu sein, als Retterer seit jenen meinen Publikationen nicht nur meinen Angriff zurückzuweisen, sondern auch neue Stützen für seine Theorie zu bringen versucht hat.

Erörtern wir kurz Punkt für Punkt die Gegensätze:

Retterer (21 pag. 6) sagt über die Entwicklung der Mandeln: „Das Epithel der Oberfläche des Darmkanals treibt Sprossen, welche in das mesodermale Gewebe eindringen, gerade wie es im Allgemeinen bei der Drüsenentwicklung der Fall ist." „Sie" (die Sprossen) „bilden Massen abgerundeter Zellen mit wenig Protoplasma[1]) (cellules basilaires). Diese Massen werden von dem mesodermalen Gewebe, welches sie vollkommen von dem Mutterepithel trennt, umgeben."

„Vor dieser Trennung ist die Grenze (die eigene Wandung oder die Basilarmembran) zwischen den Basilarzellen und dem Bindegewebe verschwunden; die Verlängerungen des letzteren sind schon zwischen die Basilarzellen eingedrungen."

„Während die peripherische Portion dieser Bildung dann

1) Retterer sagt „à faible corps cellulaire".

zusammengesetzt ist aus einem Gewebe, dessen Netz bindegewebig und dessen Maschen erfüllt sind mit Epithelzellen, ist die centrale Portion in diesem Stadium rein epithelial." „Im weiteren Verlauf der Entwicklung erstreckt sich das bindegewebige Netz immer mehr gegen das Centrum, indem es sich zwischen die Epithelzellen hineinschiebt, die sich theilen und in Basilarzellen umwandeln. So bildet sich das neue Gewebe des geschlossenen Follikels mit einem bindegewebigen Gerüst und mit besonderen Elementen epithelialen Ursprunges."

Gegen diese Darstellung habe ich Folgendes geltend zu machen:

1) Epitheliale Sprossen sind keine allgemeine Erscheinung bei der Tonsillenentwicklung. Sie finden sich nur bei jenen Thieren, deren Tonsillen verzweigte Spalten besitzen, also meist nur bei grösseren Thieren. Diese Sprossen sind nichts anderes, als die anfangs soliden Anlagen der von der primären Tonsillarspalte ausgehenden secundären und tertiären Seitenspalten. Die Epithelsprossen fehlen z. B. bei der Entwicklung der Kaninchentonsille, deren Höhle eine einfache, von glatten Wänden begrenzte Spalte ist und bleibt (17 pag. 15). Retterer hat auch Kaninchen untersucht (10 pg. 318), muss aber selbst zugeben, dass die Entwicklung von Sprossen dort nicht klar ist. Der in der citirten Abhandlung gemachte Versuch, die Leucocyten von Einstülpungen der freien Oberfläche des Rachenepithels abzuleiten (pg. 319), scheint vielleicht Retterer selbst nicht ganz gelungen, denn er kommt später (21 pag. 2) nicht mehr darauf zurück, sondern meint, man solle die Entwicklung der Tonsille nicht nur bei Thieren studiren, wo das genannte Organ in rudimentärem Zustande sei. Ich glaube, um von einem rudimentären Organe sprechen zu können, müsste erst der Nachweis geliefert werden, dass die mit vielen Spalthöhlen versehene Tonsille der grösseren Thiere die ursprüngliche Form darstelle, aus der dann die einspaltige Kaninchentonsille durch Rückbildung der Nebenspalten hervorgegangen wäre. Dieser Nachweis ist nicht nur nicht erbracht, sondern im Gegentheil, das Umgekehrte scheint der Fall zu sein: die Tonsille entwickelt sich überall, soweit es bis jetzt bekannt ist, zuerst als eine einfache Spalte, von der erst dann nachträglich Seitenspalten entstehen. Man kann also bei der Kaninchentonsille nur von einem einfach gebauten, nicht aber von einem rudimentären Organ sprechen.

Bei diesen einfachen Tonsillen — und ich glaube, dass es sich auch so bei Tonsillen anderer kleiner Säuger verhält — findet die diesbezügliche Darstellung Retterer's keine Bestätigung. Die Sprossen müssen demnach als eine bei der Tonsillenentwicklung allgemein vorkommende Erscheinung gestrichen werden. In der Kaninchentonsille liegt ein Organ vor, auf welches Retterer's Hypothese absolut nicht anwendbar ist, und diese für Retterer gewiss sehr unbequeme Thatsache wird weder durch die Bemerkung beseitigt, dass die Entwicklung der Kaninchenmandel sehr schwierig zu verfolgen sei (10 pg. 318 und 21 pg. 2) — ich finde sie im Gegentheil sehr leicht — noch durch den Hinweis, dass der Wurmfortsatz des Kaninchens ein viel günstigeres Objekt für diese Frage sei. Was diese letztere Bemerkung betrifft, so gehört sie nicht hieher — in die Besprechung der Mandelentwicklung — ich werde später, an geeigneterem Platze, zeigen, dass auch da die Sache ganz anders abläuft.

2) Bei denjenigen Thieren, bei denen im Verlauf der Mandelentwicklung Epithelsprossen auftreten, findet keine Abschnürung der unteren Parthie der Epithelsprossen statt.

Wer das oben (pg. 2) wörtlich übersetzte Resumé Retterer's liest, kann die Sache nur so verstehen, dass Epithelmassen von ihrem Mutterboden völlig abgeschnürt in der Tiefe des Bindegewebes liegen. Und in dieser Auffassung wird der Leser durch eine weitere Bemerkung Retterer's (25 pag. 142) bestärkt, in welcher der Prozess mit der Entwicklung des Medullarrohres, des Gehörbläschens und der Linse verglichen wird. Es giebt aber gar kein Stadium, in welchem vom Oberflächenepithel völlig isolirte Epithelmassen in der Tiefe des Bindegewebes liegen, stets besteht ein deutlicher Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel. Freilich findet man auf vielen Schnitten isolirte Epithelmassen, allein diese Isolation ist nur eine scheinbare; der Verfolg der Serie — und nur vollständige, lückenlose Serien können da als Beweismaterial dienen — ergibt immer einen Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel[1]). Retterer

1) Mit demselben Rechte könnte man behaupten, es gebe Schweissdrüsen ohne Ausführungsgang, wenn auf einem Schnitt nur der Körper, nicht aber der Ausführungsgang der Drüse getroffen ist.

hat aber bis jetzt noch nicht solche isolirte Epithelmassen demonstrirt und ich bezweifle sehr, dass ihm dies jemals gelingen wird[1]).

Wer Retterer's Darstellung von der Entwicklung der Mandeln nicht genau verfolgt hat, könnte vielleicht glauben, die Keimcentra, die ja bekanntlich oft grosse platte Zellen enthalten, seien die vom Epithel abgeschnürten Sprossen, die grossen Zellen seien also Epithelzellen. Eine solche Auffassung würde

---

1) Bei dieser Gelegenheit mögen auch einige Bemerkungen über das Demonstriren auf Versammlungen, speciell bei jenen unserer anatomischen Gesellschaft, erlaubt sein. Der Werth derselben ist ein ganz ausserordentlich grosser und manche Differenz kann da leicht erledigt werden. In unserem speciellen Falle ist die Demonstration mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft. Ich, der ich das Vorkommen isolirter Epithelmassen leugne, bin zunächst im Nachtheil, denn ich kann nur Serien zeigen, an denen gar keine isolirten Epithelmassen vorkommen; mit einer solchen negativen Demonstration lässt sich natürlich der Streit nicht schlichten, ich muss also die Entscheidung Retterer zuschieben und ihn bitten, das Positive, derartige Präparate mit isolirten Epithelmassen mitzubringen. Retterer hat ja in Basel Präparate gezeigt, aber was ich da gesehen habe — und ich glaube nicht, dass auch nur Einer mehr gesehen hat — waren die bekannten Durchwanderungsbilder und Keimcentra (ich spreche jetzt nur von Tonsillen) meist unter so starken Vergrösserungen, dass ein Ueberblick unmöglich war. Ich mache damit Retterer keinen Vorwurf; Retterer glaubte wohl, den Schwerpunkt der Demonstration auf die verschiedenen Stadien seines „angiothelialen Gewebes" verlegen zu müssen. Ich möchte nur wünschen, dass er bei der nächsten Gelegenheit uns eine lückenlose Serie mit isolirten Epithelmassen zeigte. Ich verkenne durchaus nicht, dass eine solche Demonstration etwas umständlich ist; allein sie ist möglich und bei der zweifellosen Wichtigkeit der Frage geradezu nöthig. Unabweisliche Erfordernisse sind dabei: Die ganze Serie muss in Umrissen — womöglich mit dem Zeichenapparat — gezeichnet sein und zwar vollständig, d. h. die ganze isolirte Epithelmasse muss von Anfang bis zu Ende in der Schnittserie und in den Zeichnungen vorliegen; kein Schnitt darf fehlen, damit nicht der Einwurf erhoben werden kann, dass gerade die entscheidende Stelle (der nach meinen Erfahrungen nie fehlende Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel) ausgefallen sei. Dass die Serienschnitte behufs leichter Durchsicht alle auf derselben Fläche liegen, gut orientirt und glatt sind, ist bei unserer heutigen Technik eine sehr leicht zu erfüllende Forderung. Immerhin wird die Durchsicht und Controlle einer so demonstrirten Serie eine gewisse Zeit in Anspruch nehmen, aber das ist für diejenigen, welche sich für die Sache ernstlich interessiren, kein Grund, darauf zu verzichten.

durchaus nicht dem Sinne Retterer's entsprechen; die kleinen Zellen mit wenig Protoplasma („à faible corps cellulaire"), also das was wir Leucocyten nennen, sollen Epithelzellen sein; mit dieser Auffassung steht Retterer der Darstellung v. Davidoff's (9) nahe, der ja auch die Leucocyten aus dem Epithel (des Darmes) ableitet[1]. Ich möchte hier auf eine eingehende Widerlegung dieser Meinung verzichten, da ich mich ja über diesen Punkt schon früher ausgesprochen habe (15 und 17). Die Frage nach der Abstammung der Leucocyten kann nur durch die Untersuchung der frühesten Stadien beantwortet werden. Solche Stadien habe ich (an der menschlichen Zungenwurzel) untersucht und genau beschrieben (17); die Leucocyten kommen dort sicher nicht aus dem Epithel, sondern stehen in Beziehung zu den Blutgefässen[2]).

II.

Ich komme nun zu meiner eigentlichen Aufgabe, dem Nachweis, dass die Schilderung Retterer's von der Entwicklung der Darmlymphknötchen nicht richtig ist. Eine kurze Darstellung der diesbezüglichen Literatur möge der Mittheilung meiner eignen Resultate vorangehen.

A. Geschichtlicher Theil.

Die älteren Angaben über die Entwicklung der Darmlymphknötchen beschränken sich nur auf Bemerkungen über die Zeit ihres ersten Auftretens. So erscheinen nach Kölliker (5 pag. 857) beim Menschen die Peyer'schen Haufen im 6. Monate und lassen im 7. Monate deutliche Follikel erkennen. Eingehendere Unter-

1) Ich kann nicht umhin, darauf hinzuweisen, dass Retterer es „für schwer, wenn nicht sogar unmöglich" hält, den verschiedenen Ursprung der beiden Elemente des folliculären Gewebes, der Epithel- und Bindegewebszellen, beim Erwachsenen zu unterscheiden (31 pag. 39). Retterer gibt damit zu, dass man die grossen platten Zellen nicht ohne Weiteres für Epithelzellen erklären kann und discreditirt damit die Angaben v. Davidoff's, die auf Untersuchungen an Erwachsenen fussen.

2) Ich hatte mehrere diesbezügliche Serien in Basel zur Demonstration aufgestellt; die Besichtigung ist natürlich eine zeitraubende und ich bin deshalb gern bereit, jedem der sich dieselben mit Muse betrachten will, die mit Erklärungen und Zeichnungen versehenen Serien zu übersenden.

suchungen sind erst im Jahre 1889 von mir (15) angestellt worden und haben ergeben, dass bei Katzen und Kaninchen die Lymphknötchen des Darmes in der Tunica propria und in den angrenzenden Theilen der Submucosa durch mitotische Theilung der dort befindlichen rundlichen Zellen (Leucocyten) entstehen. Eine Betheiligung der Epithelzellen der Darmoberfläche oder der Darmdrüsen war völlig auszuschliessen; von genetischen Beziehungen der Leucocyten zu den Epithelzellen kann keine Rede sein[1]).

Ein im März 1891 von Rüdinger gehaltener Vortrag (19) beschäftigt sich zwar nicht mit der ersten Entstehung der Lymphknötchen des Darmes, soll aber deswegen hier kurze Erwähnung finden, weil er von späteren Untersuchern dieser Frage theils als Anhänger meiner Darstellung [so von Czermak (26) und Küchenmeister (32)], theils unter die Reihen meiner Gegner [so von Retterer (20)] aufgezählt wird. Daraus schon mag man ersehen, dass Rüdinger keine entschiedene Stellung nimmt; das war auch mit dem Material, das Rüdinger zur Verfügung stand, Processus vermiformes erwachsener Menschen, nicht wohl möglich. R. glaubt, dass die Follikel zuerst in der Submucosa entstehen und erst nachdem sie die Muscularis mucosae überschritten haben mit den blinden Enden der Lieberkühn'schen Drüsen in Contakt treten. Mit dieser Annahme stellt R. sich zweifellos auf meine Seite, denn damit ist doch die Entstehung der Leucocyten aus dem Epithel ausgeschlossen. Trotzdem glaubte Rüdinger sich nicht in der Lage, über die Quelle der Leucocyten eine bestimmte Meinung auszusprechen, und daran ist die Arbeit v. Davidoff's (9) Schuld, dem er sich aber keineswegs ohne Weiteres anschliesst. Im Gegentheil, R. versucht die Beobachtungen Davidoff's in einem ganz anderen Sinne zu deuten, indem er den „vorrückenden Follikel" (das sind die durch das Epithel wandernden Leucocyten) für die Veränderungen des Epithels verantwortlich macht. Mit einem Satze aber vollzieht sich eine Schwenkung; pag. 133 sagt Rüdinger,

1) Diese letztere Bemerkung war gegen v. Davidoff (9) gerichtet, welcher aus Untersuchungen am Darme des erwachsenen Menschen und des Meerschweinchens den Schluss gezogen hatte, dass die Leucocyten durch amitotische Theilung des Darmepithels entständen. Entwicklungsgeschichtliche Studien hat v. Davidoff dabei nicht publicirt.

dass die Kerne der Cylinderepithelien frei werden und sich der Leucocytengruppe beigesellen. Das ist ganz im Sinne Davidoff's gesprochen und es ist natürlich, dass auf diese Bemerkung hin Retterer (20) sich berechtigt fühlte, Rüdinger als Freund seiner Anschauungen zu betrachten. Eine kleiner Unterschied bestand freilich. Retterer lässt ganze Epithelzellen zu Leucocyten werden, Rüdinger spricht nur von frei gewordenen Kernen[1]).

Im gleichen Jahre erschien die erste Mittheilung Retterer's über die Entwicklung der Peyer'schen Platten des Wurmfortsatzes bei Kaninchen und Meerschweinchen (20). Sie stehen, obwohl mir zum Theil das gleiche Untersuchungsobjekt (Kaninchen) vorgelegen hatte, in direktem Gegensatz zu meinen Angaben. Der Modus ist nach Retterer bei beiden Thieren in der Hauptsache derselbe, in einigen Nebenpunkten aber verschieden. Beim Kaninchen wachsen vom Epithel der Darmoberfläche Knospen in das Chorion (d. i. die bindegewebige Tunica propria), welche völlig abgeschnürt werden und sich durch wiederholte Theilungen ihrer Elemente schliesslich in Haufen von Leucocyten umwandeln, die dann von einem Bindegewebsnetz zersprengt und durchwachsen werden. Beim Meerschweinchen sind die Knospen nicht immer einfach, sondern es sind lange, hohle Divertikel des Darmepithels, welche die Muscularis mucosae durchsetzen und im submucösen Gewebe angelangt, zahlreiche secundäre Knospen aussenden. Diese letzteren werden, gerade wie beim Kaninchen, abgeschnürt und zu Leucocyten umgewandelt. Die primitiven Knospen (Divertikel) bleiben auch beim erwachsenen Meerschweinchen bestehen. Damit war die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Mandeln und der Plaques im Prinzip hergestellt. Die Mittheilung Retterer's (ein Vortrag) war nur kurz und so war es leicht erklärlich, dass er auf die Widerlegung meiner Mittheilung (15) nicht weiter einging, sondern sie nur auf der Beobachtung „einiger seltener Stadien" basirend bezeichnete. Unterdessen war meine mit Abbildungen versehene Arbeit über die Entwicklung der

1) In einer späteren Abhandlung (37) spricht Rüdinger zwar davon, dass „Epithelcylinder zu Rundzellen" werden, damit soll aber nur gesagt sein, dass zwischen diesen Rundzellen und den Leucocyten „kein wesentlicher formeller Unterschied besteht". Auch hier verzichtet Rüdinger auf eine entschiedene Stellungnahme.

Mandeln (17) erschienen, deren Spitze sich gegen Retterer richtete, der denn auch mit einer Antwort nicht zögerte (21). Ich übergehe hier Alles, was auf die Mandeln Bezug hat, weil ja hier nur von der Entwicklung der Darmlymphknötchen die Rede sein soll[1]). Retterer empfiehlt da als besonders günstiges Objekt die der Blinddarm-Mündung zunächst liegende Parthie des Colon der Meerschweinchen. Dort findet sich stets ein Knötchenhaufen („amygdale côlique" nennt ihn R.), der bei neugeborenen Meerschweinchen die fraglichen Epithel-Knospen die Muscularis mucosae durchbrechend zeigt. Wohl abgegrenzt an den der Darmoberfläche näher liegenden Parthien seien diese Knospen wie ausgebröckelt (égrenés) an der Muskelhaut-Seite. An vielen Punkten ist schon das Bindegewebe in die Knospen eingedrungen. „Angiotheliales Gewebe" (das was gewöhnlich adenoides Gewebe genannt wird) ist um diese Zeit schon gebildet. Bei 10—15 Tage alten Meerschweinchen sind die der Muscularisseite zugewendeten Epithelsprossen seltener, sie sind schon in angiotheliales Gewebe umgewandelt; zahlreich sind sie dagegen in der unter und dicht an der Muscularis mucosae liegenden Parthie der Peyer'schen Platte, woselbst sie die gleichen Entwicklungsphänomene zeigen. Beim erwachsenen Meerschweinchen endlich sind die secundären Knospen sehr selten und finden sich nur in der Umgebung der primitiven, ein Divertikel darstellenden Knospe. Beim Schluss macht noch R. darauf aufmerksam, dass zwischen der Gaumen-Mandel-Entwicklung der grossen Säuger und derjenigen der Colonmandel des Meerschweinchens insofern ein Unterschied bestehe, als dort eine Epithelknospe, hier mehrere Knospen das Centrum eines geschlossenen Follikels bilden.

Ein zweiter kurz darauf publicirter Vortrag Retterer's (22) enthält die Mittheilung, dass auch die Entwicklung der Peyer'schen Platten bei Schaf, Rind und Pferd nach demselben Modus, durch Vermittlung sich abschnürender Epithelknospen, entstehe.

Daraufhin habe ich einen meiner Schüler, Herrn stud. med.

---

1) Ich möchte auf eine eingehende Beantwortung dieser Arbeit Retterer's verzichten, sogar auf die Richtigstellung mehrerer Punkte, in denen ich missverstanden worden bin, um alles Persönliche aus unserem Streite fern zu halten.

Tomarkin, beauftragt, das empfohlene Object zu untersuchen. Zunächst konnte Retterer's Angabe von submucös gelegenen Epithelabschnitten bestätigt werden, eine vollkommene Abschnürung aber von dem Oberflächenepithel war nirgends nachzuweisen, ebensowenig wie sich ein Uebergang des Epithels in das umgebende folliculare Gewebe finden liess, im Gegentheil stets war zwischen beiden eine scharfe Grenze sichtbar. Bei den Untersuchungen Tomarkin's stellte sich aber noch etwas heraus, das trotz der vielen Bearbeitungen des Meerschweinchendarms bis dahin übersehen worden war. Sämmtliche Follikel lagen in der Submucosa, der sonst in der Tunica propria befindliche Theil des Follikels, die „Kuppe", fehlte. War so eine direkte Berührung mit dem Oberflächenepithel ausgeschlossen, so fand dafür ein Ersatz statt der Art, dass die Darmdrüsen, die Muscul. mucosae durchsetzend, sich bis in die Submucosa erstreckten. Die submucösen Epithelsprossen Retterers sind also Verlängerungen der Darmdrüsen, die sich in der Regel nur an den Follikeln finden. Nur ein einziges Mal wurden bis in die Submucosa reichende Darmdrüsen ohne Beziehung zu den Follikeln gefunden (27).

In dieselbe Zeit fällt auch eine Publication von Klaatsch (28), der bei Echidna ebenfalls beobachtet hatte, dass Verlängerungen von Darmdrüsen sich bis in die Follikel Peyer'scher Plaques hineinerstrecken. Klaatsch knüpft daran phylogenetische Betrachtungen (auf deren Prüfung weiter unten eingegangen werden soll), und spricht die Meinung aus, dass seine Beobachtungen durchaus nicht gegen einen genetischen Zusammenhang zwischen lymphatischen Zellen und den Peyer'schen Drüsen (hierunter versteht wohl Klaatsch die in die Follikel der Plaques hineinreichenden Darmdrüsen) sprechen. Klaatsch neigt also offenbar zur Ansicht Retterer's; dieser macht sich aber den neuen Bundesgenossen nicht zu Nutzen (25), zum Teil auf Grund eines Missverständnisses, denn ich finde nicht, dass Klaatsch in seiner Arbeit den Glauben erweckt, ich gäbe die epitheliale Abkunft gewisser Elemente der Peyer'schen Plaques zu, zum Theil aber, weil ihm die Grundlagen der Publikation Klaatsch' für so weitgehende Schlüsse zu dürftig erscheinen. „Quant à M. Klaatsch, il me paraît procéder avec plus de présomption et de légèreté que d'esprit vraiment scientifique". Ein hartes Urtheil, das ich

leider nicht ganz ungerecht nennen kann. Im Uebrigen bringt die soeben citirte Arbeit Retterer's nur eine Zusammenfassung aller seiner diese Frage berührenden Arbeiten [1]), deren Resultate zum Schlusse in präcise gefassten Sätzen bekannt gegeben werden.

Die nächste Arbeit, welche sich mit der Entwicklung der Darmlymphknötchen befasste, war die von Czermak (26), der zunächst an grösseren Serien von embryonalen und jungen Kaninchen feststellte, dass die Darmfollikel sich aus einer Verdichtung des Mesenchyms entwickeln; das Epithel bleibt dabei ganz passiv. Auch Czermak meint, dass Retterer durch Tangentialschnitte von Drüsen — die äusserst dünne Membrana basilaris ist nur auf genau senkrechten Schnitten als scharfe Grenze zu sehen — getäuscht worden ist. „Die Serien sind nöthig, um die Täuschung zu enthüllen". Das ist dasselbe, was ich Retterer's Darstellung der Entwicklung der Mandeln zum Vorwurf gemacht habe (17 pag. 13). Auf die Angaben Czermak's über die Entwicklung einiger Elemente des Darmlymphknötchens will ich hier nicht weiter eingehen. Sie sind für unsere Frage nebensächlich, nachdem Czermak einmal festgestellt hat, dass das Epithel mit der Entwicklung der Darmlymphknötchen nichts zu thun hat. Dagegen sollen die die Rückbildung von Krypten betreffenden Angaben dieses Autors hier referirt werden: Die Krypten (= Darmdrüsen) bilden verzweigte Schläuche, die beim Meerschweinchenblinddarm in jedem Follikel, beim Kaninchen dagegen nur als Rudimente (Knospen) zu finden sind. Diese Krypten und Knospen werden nach Czermak von Phagocyten verzehrt, ebenso wie auch das die Follikelkuppe (Czermak sagt „Kuppel") deckende Epithel von Leucocyten aufgelockert und verzehrt wird. Während aber letzteres sich beständig regenerirt, verhornen die Kryptenknospen [2]), dann werden sie von Retoblasten

1) Die daselbst über die Bursa Fabricii gemachten Angaben lasse ich als nicht direkt hierher gehörend zunächst ausser Betracht.

2) Ich möchte hier ein Missverständniss beseitigen, das auch in einer anderen Arbeit (32) wiederkehrt. Czermak homologisirt die „Hassal'schen Körperchen" mit Gebilden, die ich als „Hornkugeln" bezeichnet habe (17 pag. 11). Diese letzteren sind Bildungen, welche beim Hohlwerden der ursprünglich solid angelegten Seitenspalten der

durchwachsen und verzehrt, sodass an ihrer Stelle nur eine Gruppe grosser Phagocyten bleibt; die Epithelkerne werden in Hornpartikelchen und vielleicht in Pigmentkugeln umgewandelt (pag. 623).

Auch die Untersuchungen Küchenmeister's (32), die an Kaninchen und Meerschweinchen angestellt sind, haben zu dem gleichen Resultate geführt: „Die Darmlymphknötchen entwickeln sich nicht aus dem Epithel, sondern aus den runden Zellen (Leucocyten) des Mesenchyms, sei es nun der Tunica propria, sei es der Submucosa."

Mit diesem Stande der Sache, in welcher keine einzige sich mit der Entwicklung der Darmlymphknötchen beschäftigende Untersuchung anderer Autoren für Retterer's Darstellung eintrat, hätte ich mich zufrieden gegeben, wenn nicht der Vortrag Retterer's in Basel (31) eine Aufnahme gefunden hätte, die mir zu meiner grössten Ueberraschung zeigte, dass eine Betheiligung des Darm-Epithels an der Entwicklung der Darmlymphknötchen noch Vielen glaubwürdig erscheint.

Dass so etwas möglich ist, verdanken wir den Arbeiten von Julia Platt, Goronowitsch, Klaatsch über die Entstehung von Skeletanlagen aus dem Ektoderm, die neben der Schwierigkeit, welche sehr dotterplättchen-reiche Gewebe der Untersuchung (bei Platt) darbieten, vielfach auf missverstandenen Schrägschnitten beruhen [1]), den Abhandlungen von Kupffer's (23)

Tonsillen entstehen, und aus den oberflächlichsten Lagen des geschichteten Plattenepithels hervorgehen. Sie werden später in die Mundhöhle ausgestossen, ihre Grösse schwankt zwischen 80 und 300 μ. Die Hassal'schen Körperchen sind gewöhnlich viel kleiner (15—180 μ). Sie sind in ihrer Entstehungsweise ganz verschieden, keineswegs aus Massen abgeschilferten Oberflächenepithels hervorgegangen.

1) Ich verweise in dieser Beziehung auf die Kritik Rabl's (30 pag. 162), dem auch die Aeusserungen von Keibel und Röse bestätigend zur Seite stehen. Spuler (38), der z. Th. das gleiche Material wie Klaatsch (Sygnathus) untersuchte, war nicht im Stande, dessen Angaben zu bestätigen, sondern glaubt auch an Irreleitung durch Schrägschnitte. Ich habe in Basel 1895 die dort von Klaatsch aufgestellten Präparate vom Lachs genau angesehen und mit Klaatsch eingehend darüber disputirt. Ich bin dabei aber nicht nur nicht zur Anschauung Klaatsch' bekehrt worden, sondern habe mich nur von den Fehlerquellen überzeugt: Schrägschnitte und willkürliche Deutungen bilden die „Basis", von der aus die folgenden Veränderungen

und Maurer's (16) über die Entwicklung der Milz, die in ihren Bildern keineswegs eindeutig sind [1]) und Anderem [2]).

Jetzt scheint mir die nochmalige Aufnahme der Frage dringend wünschenswerth. Retterer macht gegen Czermak geltend, dass die untersuchten Meerschweinchen zu alt gewesen seien, um seine (R.'s) Beschreibung bestätigen zu können [3]); ferner wird auf die Stellung der karyokinetischen Figuren, senkrecht und tangential zum Lumen, hingewiesen, neue Abbildungen sich entwickelnder Knötchen liegen vor, es wird sich also im Nachstehenden nicht um Wiederholung schon beschriebener Dinge handeln; davon kann um so weniger die Rede sein, als die Vollendung der Tomarkin gestellten Aufgabe unterblieb; die damals hergestellten und eine grössere Anzahl neuer Präparate bilden die Grundlage nachfolgender Beschreibung.

---

leicht verstanden werden können (33 p. 126). Klaatsch hat mir eine Basalmembran demonstrirt, die ich für den Durchschnitt eines dünnen Knochenplättchens halte, das von Osteoblasten umgeben ist. Uebrigens sind diese Autoren, welche dem Ektoderm eine Rolle beim Aufbau des Skelets zutheilen, unter sich keineswegs einig. Goronowitsch lässt nur Bindegewebe, Platt direkt Knorpel, Klaatsch sogar Knochen aus dem Ektoderm entstehen; keiner dieser Autoren bestätigt den anderen, im Gegentheil Goronowitsch (29 pag. 427) bekämpft geradezu die Anschauung Platt's. Die Angaben v. Kupffer's, der ebenfalls das Ektoderm eine Rolle beim Aufbau bestimmter Skelettheile spielen lässt, sind nach des Autors ausdrücklicher Bemerkung (34 p. 121) nicht ohne Weiteres mit denjenigen von Platt und Goronowitsch in Parallele zu stellen. Auch v. Kupffers diesbezügliche Anschauung, die zu der älteren Darstellung Dohrns im Gegensatz steht, wird von Spuler (38) in Frage gezogen, da in den Stadien, in welchen die Branchiodermis entsteht, bereits Wanderungsprocesse mesodermaler Zellen vorkommen.

1) Vergl. in dieser Beziehung Stöhr (36).

2) Z. B. den Angaben über die Entstehung des bindegewebigen Ligamentum longitud. ventrale der Wirbelsäule aus dem Entoderm, die weder nach den Resultaten von Franz (44) für die Teleostier, noch nach Stöhr (36), Field (35) und Bergfeldt (39) für Amphibien richtig sind.

3) Czermak untersuchte Meerschweinchen nur zum Vergleich; als hauptsächlichstes Material dienten ihm Kaninchen und zwar 5 embryonale und 6 jugendliche Stadien; gegen die hier gewonnenen Resultate hat Retterer keinen Einwand erhoben.

B. Eigene Untersuchungen.

1. Entwicklung der Lymphknötchen des Meerschweinchendarmes.

Ich beginne mit der Beschreibung der Verhältnisse bei einem Meerschweinchenfoetus von 8 cm Scheitelsteisslänge [1]). Im Colon findet man neben den langen Zotten kleine, etwa 0,05 mm hohe kegelförmige Erhebungen der Schleimhaut, die sich durch ihren Reichtum an Zellen auszeichnen (Fig. 1); die Kerne dieser besonders an der Kegelspitze dicht gedrängten Zellen sind der Mehrzahl nach rund und ähneln dadurch sowie durch ihre Chromatinmenge den Kernen der Leucocyten, wie sie sich andrerseits von den Kernen der Bindegewebszellen, die im Allgemeinen eine ovale Gestalt [2]) und einen oder zwei scharf ausgeprägte Nucleolen besitzen, unterscheiden. Stammen diese kleinen Zellen aus dem Epithel? Für eine solche Annahme giebt die Figur 1, in der jeder Kern, jede Zelle mit dem Zeichenapparat nachgezeichnet ist, nicht den allergeringsten Grund. Die um diese Zeit glashellen, hohen Epithelzellen sind in schärfstem Contour von dem unterliegenden Bindegewebe abgegrenzt, das sie in einfacher Schicht überkleiden. An zwei Stellen der Figur 1 (bei × und ×) scheint das Epithel mehrschichtig, eine Täuschung, welche die Durchsicht der Serie leicht aufklärt. Es liegen hier vielmehr Schrägschnitte durch das Epithel vor, die dadurch verursacht werden, dass auf den nächsten Schnitten das Epithel der Niveauerhebung des Bindegewebes in mehr paralleler Linie folgend sich tiefer herabsenkt. (Auf der rechten Seite der Figur 1 habe ich diese Senkung durch eine punktirte Linie angedeutet.) Die Kerne der Epithelzellen liegen meist nahe der freien Epitheloberfläche, irgendwelche Erscheinungen, die hier auf Theilung deuten liessen, fehlen völlig. Dagegen sind die Beziehungen

1) Die Maassangaben Retterer's beziehen sich vermuthlich auf die gleiche Methode. Die von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel desselben Thieres gemessene Länge betrug 10 cm.

2) Es ist rathsam, parallel der Längsaxe des Darmes gerichtete Schnitte zu führen, damit die ovalen Kerne der vielfach längsgerichteten Bindegewebszellen der Länge nach getroffen werden. Bei Querschnitten des Darmes erscheinen auch diese Kerne häufig rund, sodass die Unterscheidung von den rundkernigen Leucocyten unter Umständen sehr erschwert wird.

der rundkernigen Zellen zu Blutgefässen unverkennbar. Stets findet man diese kleinen Zellgruppen in nächster Nähe von Blutgefässen; der dem abgebildeten Schnitt vorhergehende zeigt deutlich ein der Länge nach unter dem Zellhaufen verlaufendes Blutgefäss, seine Wand ist noch in den in Fig. 1 abgebildeten Schnitt gefallen.

Diese Beziehungen zu den Blutgefässen lassen sich auch bei schwachen Vergrösserungen an vielen Stellen von Dickdarmdurchschnitten leicht sehen, ich verweise in dieser Beziehung auf Figur 2: an der Basis jeder Zotte [1]) ist der Durchschnitt einer Vene und darunter derjenige einer Arterie sichtbar; die nächste Umgebung beider Gefässe ist durch eine dichtere Gruppirung von Kernen ausgezeichnet und in dicht gedrängter Zahl sehen wir die Kerne dort, wo der bindegewebige Körper der Zotte nahe der Achse vom Schnitt getroffen ist (Fig. 2, Zotte 2 und 4). Der Zottenkörper enthält um diese Zeit schon Blutgefässe (Fig. 2 ×), die von einem ganzen Mantel rundkerniger Zellen umgeben sind. Dieses Bild stimmt im Wesentlichen mit dem Verhalten der Zungenwurzel überein, woselbst die ersten Leucocyten in der bindegewebigen Schleimhaut in der nächsten Nähe der Blutgefässe auftreten (17).

Ich glaube nun nicht, dass solche Stellen sich zu wirklichen Lymphknötchen ausbilden, bei der grossen Verbreitung solcher Stellen ist es mir vielmehr wahrscheinlich, dass sie nur als erste Quellen der in der weiter entwickelten Tunica propria (im „Chorion") mehr diffus vertheilten Leucocyten zu betrachten sind, Quellen, deren jetzt schon wenig scharfe Abgrenzung späterhin ganz verschwindet. Dass aber solche Anlagen sich noch weiter ausbilden können, beweist Fig. 3; die beiden Zellenhaufen [2]) sind von den in Fig. 2 abgebildeten Gruppen rundkerniger Zellen nicht qualitativ, sondern nur quantitativ, durch die Menge der sie constituirenden Zellen verschieden. Auch an

---

1) Ich verzichte hier auf eine genauere Beschreibung der Dickdarmzotten, die für die uns interessirenden Fragen gleichgültig ist. Sie wird demnächst an anderer Stelle erfolgen.

2) Es handelt sich hier, wie der Verfolg der Serie ergibt, nicht um rundliche Knötchen, sondern um lange leistenförmige Infiltrationen, die auf dem ganzen, fast $3^1/_2$ mm langen Stück des Dickdarms sichtbar waren.

diesen Präparaten fehlt jede nähere Beziehung zwischen Epithel und den rundkernigen Zellen. In scharfer Linie grenzt sich ersteres durchweg von den in der Tunica propria gelegenen Elementen ab. Ich glaube nicht, dass solche Anhäufungen rundkerniger Zellen in den oberflächlichen, dem Epithel zunächst gelegenen Schichten der Tunica propria beim Meerschweinchen als erste Anlagen von Darmlymphknötchen angesehen werden dürfen, denn später findet man in dieser Gegend keine dichten Anhäufungen mehr, die mit den oben beschriebenen in Zusammenhang gebracht werden könnten. Die Entwicklung der Darmlymphknötchen erfolgt beim Meerschweinchen vielmehr in anderer Weise, an einem andern Orte; das zeigt ein Blick auf die Figur 4, die einen Schnitt durch die Mitte einer Lymphknötchenanlage eines 9,5 cm langen Foetus zeigt. Die Anlage steht den allerersten Entwicklungsstadien, in denen man überhaupt von einem „Knötchen" sprechen kann, gewiss nahe; es ist ein ovaler, ziemlich gut umschriebener Zellhaufen, dessen grösster, parallel der Colonlängsachse verlaufender Durchmesser 0,27 mm, dessen grösste Breite 0,21 mm beträgt [1]). Das Knötchen hat seinen Sitz in der Submucosa; ein Muscularis mucosae fehlt soweit die Ausdehnung des Knötchens reicht, ist indessen seitlich gut erkennbar (Fig. 4), sodass über seine submucöse Lage kein Zweifel sein kann. Die über dem Knötchen befindliche Tunica propria erscheint etwas reichlicher entwickelt, die schon deutlichen Darmdrüsen stehen in Folge dessen weiter auseinander.

Bei oberflächlicher Betrachtung hat es den Anschein, als wenn die Elemente des Knötchens sich in jene der Tunica propria fortsetzten. Dass dem nicht so ist, das ergiebt mit aller Sicherheit die Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen, die zugleich über den Bau des Knötchens Aufschluss ertheilt. Es besteht aus Zellen mit zweierlei Kernen; die einen sind rundlich-oval bis länglich und durch ihre helle Färbung ausgezeichnet, die anderen Kerne sind rund und dunkler gefärbt (Fig. 5).

Die Unterscheidung gelingt im Allgemeinen leicht; im Besonderen aber jeden einzelnen Kern als solchen einer Bindegewebszelle oder als solchen eines Leucocyten zu diagnosticiren, geht nicht an, denn es giebt ja bekanntlich Leucocyten mit

1) An der geschnittenen Serie gemessen.

grossen hellen Kernen und Bindegewebszellen mit rundlichen dunkleren Kernen; dass aber wirklich zweierlei Zellen mit verschiedenen Kernen da sind, das geht am deutlichsten aus dem Vergleich der Elemente des Knötchens mit jenen der Tunica propria hervor. Hier giebt es nur eine Art von Zellen: solche mit hellen Kernen. Die ersten Leucocyten, denn das ist gewiss die Mehrzahl der rundkernigen Zellen, entstehen also in diesem Falle nicht in der Tunica propria, sondern in der Submucosa, in einiger Entfernung von den Darmdrüsen[1]). Mit aller Sicherheit kann ich sagen, dass von einer Betheiligung der Darmdrüsenepithelien absolut keine Rede ist. Ueberall wo Drüsen nicht ganz schräg oder tangential angeschnitten sind, trennt eine scharfe Grenzlinie Epithel von Tunica propria und auch bei Tangentialschnitten haben an guten Präparaten die schräg getroffenen Epithelkerne nicht die mindeste Aehnlichkeit mit Leucocytenkernen. (Fig. 5 rechts.)

Anders sehen junge Knötchenanlagen bei älteren, 10 cm langen Meerschweinchenembryonen aus. Die Anlage besteht da, wie in vorherbeschriebenem Falle, aus einem submucösen Zellhaufen (in vorliegendem Falle von etwa derselben Breite, 0,21 mm, aber von etwas grösserer Länge, ca. 8,5 mm), was aber die Bildung wesentlich unterscheidet, ist das Verhalten der Darmdrüsen, die in die Länge gewachsen die schon entwickelte Muscularis mucosae durchbrechen und mit ihrem blinden Ende bis in die Knötchenanlage hineinreichen (Fig. 6). Es ist in der That ein grösseres Längenwachsthum, das ich an vielen Drüsen auf der Knötchenanlage constatire, nicht etwa allein eine Einsenkung der Darmoberfläche, wie vielleicht aus der Figur 6 entnommen werden könnte; die grösseren, in das Knötchen hineinragenden Drüsen sind oft um ein Drittel länger, so ergeben meine Messungen. Ein weiteres, das stärkere Wachsthum andeutendes Moment wird durch besonders zahlreiche Mitosen in jenen Drüsen gegeben. Die Stellung dieser Mitosen ist ausnahmslos eine der-

1) Auch beim Kaninchen entstehen die ersten Anlagen der Lymphknötchen des Blinddarmes nicht in den oberflächlichsten Schichten der Tunica propria. Ich hatte das früher gar nicht beachtet, verweise aber zum Beleg dafür auf meine Figur 3 meiner Abhandlung über die Lymphknötchen des Darmes (15), auf welcher die Mehrzahl der rundkernigen Zellen in der Tiefe vom Epithel entfernt liegen.

artige, dass damit keine Mehrschichtigkeit des Epithels erzielt wird. Bei oberflächlicher Betrachtung findet man freilich Bilder, die ein Dickenwachsthum vortäuschen; ich habe in Fig. 7 A und B derartige Bilder gezeichnet; aus ihnen geht deutlich hervor, dass es sich um Tangentialschnitte handelt, denn man trifft in der Mitte des Durchschnittes neben der Mitose auf Querschnitte der radiär zum Drüsenlumen gestellten Zellkerne; das Drüsenlumen ist gar nicht getroffen (A). Schwieriger wird die Sache, wenn es sich um Anschnitte leicht gewundener Drüsen handelt (B), da können zu dicke oder sonst technisch nicht ganz gute Schnitte leicht irre führen. In der schematischen Zeichnung Fig. 7 C möchte ich demonstriren, wie solche Bilder wie Fig. 7 B zu Stande kommen, die Linie *a b* deutet die Schnittrichtung an. Sämmtliche Drüsen sind seitlich gegen die umgebende Tunica propria, sowie am Grunde, auch wenn sie in das Gewebe des jungen Knötchens hineinreichen, scharf abgegrenzt — soweit es sich nicht um Schrägschnitte handelt. Es liegt hier ebenso wenig wie an den oben beschriebenen Präparaten der geringste Grund vor, eine Betheiligung des Epithels an der Bildung der darunter liegenden Elemente, speciell der Leucocyten, anzunehmen (Fig. 8). Hie und da findet man auf einem Schnitt eine kleine Epitheliinsel, getrennt vom Epithel der Oberfläche, sowie von demjenigen der Darmdrüsen: ein Schrägschnitt durch eine Drüse, deren Zusammenhang mit dem übrigen Epithel auf den benachbarten Schnitten leicht zu constatiren ist.

Fassen wir die oben geschilderten Befunde noch einmal kurz zusammen, so ergiebt sich, dass die ersten Anlagen der Darmlymphknötchen des Meerschweinchencolon in verschiedenen Bildern auftreten, verschieden je nach der Zeit, in der sie entstehen. Entwickelt sich das Knötchen frühzeitig (Foetus von 9,5 cm Länge), so finden wir die ersten Leucocyten in der Submucosa ohne irgend welche Beziehungen zu Darmdrüsen, die alle über der Muscularis mucosae liegen; erfolgt die Entwicklung des Knötchens später (Foetus von 10 cm Länge), so treffen wir seine Anlage in der Umgebung von verlängerten Darmdrüsen, welche bis in die Submucosa hineingewachsen sind. Wir werden bei der weiteren Verfolgung der Knötchenentwicklung die Erfahrung machen, dass in alle Knötchen verlängerte Darmdrüsen einwachsen,

die Besonderheit des zweiten Entwicklungsmodus beruht also lediglich in einer zeitlichen Verschiebung; während in dem erstgenannten Falle zuerst die Knötchenanlage und dann die verlängerten Darmdrüsen auftreten, entstehen in letzterem Falle beide gleichzeitig, ja es kann sogar begegnen, dass die verlängerten Drüsen die zuerst auftretende Bildung sind, denen sich dann später die Knötchenanlagen zugesellen. Dafür spricht folgende Beobachtung:

Bei acht Tage alten Meerschweinchen habe ich im Dünndarm Darmdrüsen gefunden, welche die Muscularis mucosae durchbrechend bis in die Submucosa hineinreichten, eine Anhäufung oder auch nur eine kleinere Menge von Leucocyten fehlte dort vollständig, die Submucosa war an jenen Stellen durchaus von der gleichen Beschaffenheit wie ihre, keine Drüsen enthaltende Nachbarschaft[1]).

Es ist natürlich nicht möglich, dieses Verhalten ohne weiteres als Anzeichen späterer Knötchenentwicklung zu bezeichnen. Die Wahrscheinlichkeit, dass dort in der Submucosa später Knötchen sich entwickeln spricht allerdings dafür, denn erstens finde ich am Rande von Knötchenanlagen, ausserhalb derselben, ähnliche Drüsen und zweitens ist es mir bis jetzt noch nicht begegnet, dass ich submucöse Darmdrüsen ohne Knötchen bei älteren Meerschweinchen gefunden habe; man darf also wohl annehmen, dass auch bei dem achttägigen Meerschweinchen die freien submucösen Drüsenabschnitte später von Knötchengewebe umhüllt worden wären.

In allen Fällen, mag nun die Knötchenanlage früher oder später, nach diesem oder jenem Modus auftreten, besteht nicht die geringste genetische Beziehung zwischen Epithel (der Oberfläche und der Drüsen) einerseits und dem Gewebe des Knötchens (dem bindegewebigen Gerüst und den Leucocyten) andererseits. Wie eine solche Annahme Platz greifen konnte, das soll uns das Studium der weiteren Entwicklung der Knötchen lehren. Zu einem solchen Studium genügen zunächst andere Darmparthien des 9,5 cm langen Foetus, die schon weiter vorgeschrittenere

1) Die von Tomarkin (27 Anmerk. 1) beschriebene Verengerung, das „Mittelstück", welches den supramusculären Theil der Drüse mit dem submucösen Abschnitt verbindet, ist nicht an allen derartigen Darmdrüsen vorhanden.

Stadien enthalten. So finde ich im Anfangstheil des Colon, in der Nähe der Tonsilla colica Knötchenanlagen, die sich durch reichlichere Entwicklung der in der Submucosa befindlichen Zellen auszeichnen. Die Tunica propria ist dadurch gegen die Darmhöhle vorgewölbt (Fig. 9); die in der Nachbarschaft des Knötchens wohlentwickelte Muscularis mucosae ist am Knötchenrande noch deutlich, verliert sich aber gegen den Gipfel des Knötchens und ist dort nur in ganz vereinzelten Zügen nachzuweisen. Feine (7,5 μ dünne) Schnitte zeigen schon bei relativ schwachen Vergrösserungen (150:1), dass selbst noch in diesem Stadium die gleichen Verhältnisse wie früher bestehen. Die in der Submucosa liegenden Leucocyten sind durch eine relativ breite Zone zellenreichen Gewebes, den Anlagen der Muscularis mucosae und jungen Bindegewebszellen vom Epithel getrennt (Fig. 10).

Da die Leucocyten durch ihre kleinen runden und etwas dunkler sich färbenden Kerne sich von den grösseren, ovalen und helleren Kernen des Bindegewebes gut unterscheiden lassen, so ist leicht zu constatiren: 1) dass der grössere Kernreichthum der Knötchenanlage keineswegs allein durch eine stärkere Ansammlung von Leucocyten bedingt ist, sondern dass auch die bindegewebigen Elemente in reichlicherer Menge vertreten sind, als in benachbarten Bezirken der Submucosa[1]), dass also eine Vermehrung auch der Bindegewebszellen erfolgt ist — Mitosen gehören hier durchaus nicht zu den Seltenheiten — und 2) dass die Leucocyten in ganz bestimmten Beziehungen zu den Blutgefässen stehen. Zahlreiche Aeste von Arterien und Venen, die der Basis der Knötchenanlage entlang verlaufen, erstrecken sich in die Knötchenanlage. Die meisten Leucocyten finden sich in der nächsten Nähe der Venenäste (Fig. 10 rechts), auch im Lumen der Blutgefässe sind Leucocyten nachzuweisen[2]). Das Darmepithel in genetische Beziehung mit den Leucocyten bringen zu wollen, hiesse den Thatsachen Gewalt anthun; sämmtliche Darmdrüsen[3]) liegen über der Knötchenanlage und sind scharf

1) Vergl. Fig. 10 links, wo die Knötchenanlage fast ausschliesslich aus Bindegewebszellen besteht.

2) Es kann sich nicht um eine Verwechslung mit Lymphgefässen handeln, denn die gleichen Gefässe enthalten auch farbige kernlose Blutkörperchen.

3) Die über dem Gipfel der Knötchenanlage befindlichen Darm-

von dem unterliegenden Gewebe getrennt. Anders freilich ist das Bild, welches Schnitte durch den Rand der Anlage gewähren, hier findet man mitten in der zellenreichen Anlage Durchschnitte durch epitheliale Körper, Theile von Darmdrüsen, wie die Durchmusterung der Serie ergiebt. Die Linie *a b* (Fig. 10) giebt die Schnittrichtung an, bei der solche Bilder entstehen können.

Noch weiter vorgeschritten ist beim gleichen Thier die Entwicklung der Tonsilla colica selbst. Mir liegt eine Schnittserie durch eine 2 mm lange und 1 mm breite Anlage eines Knötchen h a u f e n s vor. Um einen solchen muss es sich handeln, trotzdem dass eine Gliederung in einzelne Knötchen nicht sichtbar ist, denn die Länge und Breite der Anlage zeigt deutlich, dass von der Anlage nur e i n e s Knötchens keine Rede sein kann. Es ist ein diffuser Haufen von jungen Bindegewebszellen und Leucocyten; letztere bilden jetzt die Hauptmasse der Anlage, die von vielen Blutgefässen durchzogen ist. Was schon bei spät auftretenden, ersten Knötchenanlagen sichtbar war, besteht hier in ausgedehnterem Maasse: der Grund der Darmdrüsen steht nicht mehr in einem Niveau, viele Drüsen sind in Knötchenanlage hinabgewachsen, meist ganz gerade, sodass ihr Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel ohne Weiteres auf ein und demselben Schnitte klar vorliegt (Fig. 11), nur einzelne Drüsen sind schon gebogen, sodass sie quer oder schräg durchschnitten erst durch Betrachtung der Serie in ihrem Zusammenhang mit dem Oberflächenepithel festgestellt werden können. Stets sind Drüsenepithel und das Gewebe des Knötchenhaufens scharf von einander abgegrenzt. Eine grosse Anzahl von Mitosen deutet auf ein lebhaftes Wachsthum der Darmdrüsen; k e i n e e i n z i g e M i t o s e l ä s s t a u f e i n D i c k e n w a c h s t h u m d e s E p i t h e l s s c h l i e s s e n.

Nach den Angaben von B r a n d (4 pag. 10) und von P a t z e l t (7 pag. 163) soll ein Tiefenwachsthum der Darmdrüsen nicht stattfinden oder höchstens ein minimales sein. Ich zweifle nicht, dass diese Regel vielfach Geltung hat, aber auf

drüsen sind zuweilen (Fig. 6) durch ihre Breite ausgezeichnet. Dieses Verhalten rechtfertigt wohl kaum, diese Gebilde als Knospen oder Divertikel von den übrigen Darmdrüsen, von denen sie sich im Uebrigen gar nicht unterscheiden, zu trennen.

keinen Fall besteht sie zu Recht bei den über den Knötchenanlagen befindlichen Drüsen des Meerschweinchendickdarmes. Das Wachsthum in die Tiefe ist hier zu deutlich, um in Zweifel gezogen werden zu können; warum ein solches gerade hier stattfindet — die Entwicklung von Darmlymphknötchen anderer Thiere, z. B. der Katze, zeigt ja in der Regel nichts derartiges —, ist nicht ganz leicht zu beantworten. Am Nächsten liegt ja wohl, die hier fehlende Muscularis mucosae dafür verantwortlich zu machen; die wachsende Knötchenanlage verzögert offenbar deren Ausbildung, denn rings um die Anlage treffen wir die Muscularis mucosae wohl entwickelt, sie fehlt nur im Bereich des Knötchens selbst (Fig. 9 und 11). Damit fehlt das Hinderniss, das sich dem Tiefenwachsthum der Darmdrüsen entgegenstellt; dass die Muscularis mucosae in der That ein solches Hinderniss ist, geht aus Befunden hervor, die ich an Dickdarmdrüsen erwachsener Meerschweinchen gemacht habe; man trifft da einzelne Drüsen, die mit ihrem blinden Ende nicht senkrecht über der Muscularis mucosae stehen, sondern unten umgebogen eine ganze Strecke mit ihrer Längsachse parallel der Muscularis mucosae verlaufen[1]).

Allein einer derartigen Annahme widersprechen die Beobachtungen von Brand (4) und Patzelt (7), nach welchen bei Mensch, Schwein und Katze die Darmdrüsen nicht in die Submucosae hinabwachsen, trotzdem dass die Muscularis mucosae noch nicht entwickelt ist. Dieser Widerspruch scheint mir aber kein unlösbarer zu sein. In jener ersten Zeit nimmt die durch Entwicklung der Zotten etc. sich rasch vergrössernde Darmoberfläche alles Material, das ja doch aus den Drüsen stammt, für sich in Anspruch, ein Wachsthum in die Tiefe unterbleibt deswegen; im Meerschweinchendickdarm aber liegen die Verhältnisse anders, dort ist Material zur Bekleidung im Ueberfluss vorhanden, lange rein epitheliale Fortsätze befinden sich auf den Gipfeln der Zotten, eine Eigenart, die in einer besonderen Abhandlung genauer be-

1) Es muss übrigens bemerkt werden, dass die Muscularis mucosae nicht überall ein unüberwindbares Hinderniss ist, sondern auch von den wachsenden Drüsen gegen die Submucosa vorgebuchtet, ja sogar durchbrochen werden kann. Das findet hauptsächlich am Rande von Knötchenanlagen statt — die Figuren 6 u. 8 sind nach Schnitten vom Rande einer Knötchenanlage gezeichnet —; es leuchtet ein, dass dort die Widerstandsfähigkeit der Muscularis mucosae eine geringere ist.

schrieben werden wird. So führt die in den Darmdrüsen aller Säuger bestehende Zellproduction in dem einen Falle zur Materiallieferung für die innere Epitheloberfläche (im engeren Sinne), im andern Fall zu weitgehenden Einstülpungen in den Bereich der Submucosa. Dieser letztere Fall setzt aber voraus das Fehlen oder die Schwäche der Muscularis mucosae[1]).

Die weiteren Entwicklungsvorgänge äussern sich 1) in einer Vermehrung der Leucocyten, wodurch die Masse des adenoiden Gewebes vergrössert wird, 2) in weiterer Ausbildung der submucösen Darmdrüsen. Letztere sind in der Tonsilla colica eines neugeborenen Meerschweinchens nunmehr in grosser Anzahl vorhanden und erscheinen auf senkrechten Schnitten durch die Darmschleimhaut in allen möglichen Richtungen getroffen: sie verlaufen eben gebogen; dabei sind die Drüsen von sehr verschiedenem Durchmesser, oft um ein Bedeutendes dicker als die in der Tunica propria gelegenen Darmdrüsen; kurze, von ihnen ausgehende Sprossen zeigen den Beginn ihrer Verästelung an. Es ist unter diesen Umständen leicht verständlich, dass fast jeder Schnitt isolirte, meist in der Submucosa liegende Epithelherde zeigt. Stehen diese Herde alle mit dem Oberflächenepithel in direkter epithelialer Verbindung? Diese Frage ist mittelst einfacher Musterung der Serie nicht mit Sicherheit zu beantworten, dazu bedarf es mehr eingehender Untersuchung. Ich habe, um in dieser Frage, die ja einen Hauptstreitpunkt Retterer gegenüber bildet, sichere Aufklärung zu erhalten, eine ganze fortlaufende Reihe von Schnitten mit dem Zeichenapparat bei 60 bis 220facher Vergrösserung genau gezeichnet, jeden einzelnen Schnitt im Zweifelfalle mit stärkerern Vergrösserungen noch einmal controlirt, die Zeichnungen mit einander verglichen[2]) und gefunden,

1) Von diesem Gesichtspunkte sind wohl auch die vereinzelten Fälle bei anderen Thieren zu beurtheilen, in denen breite Darmdrüsen bis tief in die Submucosa reichen. Ich habe bei Katzen derartiges gesehen und auch beschrieben (15 pag. 262 Anmerk. 1).

2) Es ist das ein zeitraubendes und unter Umständen schwieriges Unternehmen, da oft nur durch sorgfältiges Uebereinanderlegen der gegen das Licht gehaltenen Zeichnungen die zusammengehörigen Durchschnitte aufgefunden werden können. Ich erkläre mich bereit, Interessenten Zeichnungen und Serien zur Nachprüfung zu übersenden, da wohl wenige bei einer Anatomenversammlung die Zeit dazu finden dürften.

dass alle Epithelherde mit dem Oberflächenepithel in direkter epithelialer Verbindung stehen, dass es keine isolirten, vom Oberflächenepithel abgeschnürten Epithelmassen giebt, weder beim neugeborenen Meerschweinchen, noch in irgend einem späteren Stadium, noch beim ausgewachsenen Thiere. Ebensowenig ist von einem Uebergang, einer Umbildung der Epithelzellen zu den Elementen des adenoiden Gewebes, seien es Leucocyten oder Bindegewebszellen, irgendwo eine Spur zu finden. Epithel und adenoides Gewebe sind scharf von einander abgegrenzt und nur starke Tangentialschnitte von Drüsen liefern zweifelhafte Bilder, deren wahre Bedeutung die Serienbetrachtung sofort aufklärt.

Das weitere Wachsthum eines Knötchenhaufens erfolgt nun nicht nur in den oben angedeuteten Richtungen, durch Vermehrung der Leucocyten, durch Verästelung der betr. Darmdrüsen, sondern auch dadurch, dass am Rande des Knötchenhaufens neue Knötchen sich anschliessen, die zumeist nach dem letzt beschriebenen Typus (unter zuerst auftretender Verlängerung von Darmdrüsen) entstehen.

In Fig. 12 gebe ich einen Durchschnitt durch den Rand der Tonsilla colica eines 4tägigen Meerschweinchens. Die Dickdarmzotten sind schon vor der Geburt verschwunden, die Muscularis mucosae ist jetzt von ansehnlicher Dicke, an den submucösen Darmdrüsen kann man deutlicher die primären von den secundären, den Knospen (Sprossen), unterscheiden. Erstere sind ausgezeichnet durch die fast doppelte Höhe ihrer Cylinderzellen, durch ihren bedeutend grösseren Quer-Durchmesser und durch eine terminale Erweiterung, die unter Umständen die Form einer kugligen Blase bietet (Fig. 12 rechts). Diese primären submucösen Darmdrüsen[1]) reichen in diesem Stadium mit ihrem Grunde

1) Ich sehe zunächst keine Veranlassung, diese Bildungen mit einem anderen Namen zu bezeichnen, sie sind Divertikel wie die anderen kleinen Darmdrüsen auch, und unterscheiden sich nur durch ihre Weite und durch ihre Seitensprossen von diesen. Der Name Drüse ist freilich kein guter, denn eine Absonderung specifischer Stoffe findet hier nicht statt; sie findet aber auch nicht statt bei den kleinen Darmdrüsen, denen der N. A. deshalb besser den alten Namen „Krypten" belassen hätte. Die in den Zellen der Darmdrüsen beschriebenen

oft bis zur Innenfläche der Ringmuskelschicht, nehmen also die ganze Dicke der Submucosa ein. Die secundären submucösen Drüsen entstehen durch Sprossung aus der Wand der primären und erscheinen als verschieden dicke, nach allen möglichen Richtungen gebogene Schläuche, die sich theils frei in das Bindegewebe der Submucosa, theils in das adenoide Gewebe der Knötchen erstrecken (Fig. 12).

Dieses zeigt an der vorliegenden Serie noch den alten Charakter (Keimcentren sind noch nicht nachzuweisen) und hat seinen Sitz ausschliesslich in der Submucosa, wo es keineswegs alle submucösen Drüsen einhüllt, sondern ganze Strecken derselben, der primären sowohl wie der secundären, freilässt (Fig. 12 an der linken Seite der rechten primären Drüse).

Ich überspringe nunmehr die nächsten Entwicklungsstadien, die gegenüber dem eben beschriebenen keine wesentlichen Veränderungen zeigen und gehe sofort zur Schilderung der Verhältnisse bei einem dreiwöchentlichen Meerschweinchen. Auffallend vermehrt ist hier das adenoide Gewebe der Knötchen, die nunmehr gesonderte kuglige Massen mit Keimcentren darstellen. Die submucösen Drüsen mit ihren Sprossen sind nun von allen Seiten — die nie fehlenden Verbindungsstellen mit dem Oberflächenepithel ausgenommen — von adenoidem Gewebe umgeben; ihr blindes Ende, das früher dicht an der Oberfläche der Ringmuskelschichte lag, ist jetzt von dieser durch eine breite Zone adenoiden Gewebes und durch lockeres Gewebe der Submucosa getrennt. Allein es wäre verfehlt, daraus etwa schliessen zu wollen, dass eine Reduction der submucösen Drüsen und ihrer Sprossen stattgefunden habe. Der Vergleich der Figuren 13 und 14 ergiebt, dass die submucösen Drüsen des 3wöchentlichen Meerschweinchens (Fig. 14) etwa doppelt so lang sind als die des 4 Tage alten Thieres, sie sind also nicht rückgebildet, sondern im Gegentheil gewachsen. Die Ursache ihrer jetzigen grösseren Entfernung von der Ringmuskelschicht liegt in der ansehnlichen Dickenzunahme der Submucosa, die etwa viermal dicker geworden ist, als sie beim viertägigen Thiere war, eine Dickenzunahme,

---

Körnchen sind wahrscheinlich Vorstufen des in den Becherzellen befindlichen Schleimes, können also nicht als Beweismittel für die specifische Natur der Darmdrüsenzellen herangezogen werden.

die in der Hauptsache auf die ansehnliche Vermehrung des adenoiden Gewebes zurückgeführt werden muss[1]). Der Wachsthums-Druck dieses Gewebes ist unter Umständen fähig, die Gestalt der submucösen Drüsen zu verändern; den Beweis dafür erblicke ich in der häufigsten Form der submucösen Drüsen des erwachsenen Thieres, deren früher kugliger Sack jetzt von unten her eingedrückt ist, so dass das früher runde Lumen (Fig. 13) jetzt zu einer parallel der Oberfläche gestellten Längsspalte umgewandelt ist. Das kann man schon bei dreiwöchentlichen Meerschweinchen sehen (Fig. 15) und ist auch von anderen Autoren (von Czermak bei einem wenige Tage alten Meerschweinchen (26 Fig. 7) und von v. Davidoff vom erwachsenen Thier) abgebildet worden (9 Fig. 14). Unter Umständen wird der Boden der Längsspalte sogar in die Höhe gegen das Darmlumen gedrängt und stellt so einen stumpfen Höcker, eine Kuppe vor, die sich von derjenigen anderer Thiere nur durch die verschiedene Genese unterscheidet.

Der gleiche Druck erklärt die vorzugsweise horizontale Lagerung der epithelialen Sprossen, die nun fast ausschliesslich in den der Tunica propria benachbarten Bezirken gefunden werden.

Der Bau der Knötchenhaufen erwachsener Meerschweinchen unterscheidet sich nicht weiter von den beim dreiwöchentlichen Thier beschriebenen Verhältnissen. Die ja von anderen Thieren, auch vom Menschen, längst bekannten individuellen Differenzen in der Entwicklung der Massen des adenoiden Gewebes bestehen auch hier beim Meerschweinchen, und diese Differenzen bedingen wiederum mannigfache Variationen in Form und Zahl der submucösen Drüsen und ihrer Sprossen. Unter diesen Umständen ist es unmöglich, etwa eine Verminderung oder Vermehrung der Sprossen beim erwachsenen Thiere nachzuweisen. Eine Rückbildung der Sprossen findet weder durch einwandernde Leucocyten, noch in irgend einer andern Weise statt, zu keiner Zeit

1) Der Vergleich beider Figuren wird durch die verschiedene Schnittrichtung (Fig. 13 parallel und Fig. 14 quer zur Längsaxe des Dickdarmes) nicht alterirt, da keine Unterschiede in dieser Beziehung bestehen. Die Masse des adenoiden Gewebes der Tonsilla coli des 4tägigen Meerschweinchens zeigte am Rande die gleiche Dicke wie in der Mitte.

weder beim wachsenden, noch beim erwachsenen Thiere. Ich werde im nächsten Kapitel noch einmal bei der Kritik der diesbezüglichen Angaben Czermak's (26) auf diesen Punkt zurückkommen.

Zum Schluss möchte noch einmal auf einen Punkt besonders aufmerksam machen, den alle Untersucher des Meerschweinchendarmes vor Tomarkin[1]) übersehen zu haben scheinen, das ist die fast ausschliesslich submucöse Lage der Knötchen des Dickdarmes wie des Dünndarmes. Dadurch unterscheidet sich dieses Thier wesentlich von Mensch, Hund, Katze, Dachs, Kaninchen u. a., bei denen jedes Knötchen aus einem submucösen und einem mucösen, in der Tunica propria gelegenen Abschnitt besteht[2]); das Fehlen dieses letzteren steht in offenbarem Zusammenhang mit der Entwicklung der submucösen Drüsen und ihrer Sprossen. Es ist eine unbestrittene Thatsache, dass alle in Schleimhäuten befindlichen Lymphknötchen in engen topographischen Beziehungen zur epithelialen Oberfläche stehen; die fast ausschliesslich submucöse Lage der Knötchen des Meerschweinchendarmes würde solche Beziehungen unmöglich machen, wenn sie nicht durch Auswachsen von Darmdrüsen in die Submucosa noch hergestellt würden. Die Frage, warum entwickeln sich beim Meerschweinchen die Knötchen nur in der Submucosa, ist damit freilich nicht beantwortet, aber Eines wird durch vorstehende Beobachtungen scharf in den Vordergrund gerückt, die Nothwendigkeit, dass die Lymphknötchen der Schleimhaut an einer Seite das Epithel berühren. Hier liegt offenbar ein Gesetz vor, das sogar unter so ungünstigen Verhältnissen, wie sie die Entwicklung der Darmknötchen des Meerschweinchens bietet, in Kraft tritt[3]).

---

1) Die von Davidoff (9) citirte Abhandlung von Garbini (Note istiologiche sopra alcune parti dell' apparechio digerente nella Cavia et nel Gatto, Estrado del Vol. LXIII Serie III dell' Academia di Agricoltura Asti e Commercio di Verona) ist mir nicht zugänglich gewesen.

2) Beim Menschen fehlt zuweilen der submucöse Abschnitt; so habe ich die solitären Knötchen des Dünndarmes eines hingerichteten jungen, kräftigen Mannes nur in der Tunica propria liegend angetroffen. Eine Abbildung davon findet sich in Figur 152 der siebenten Auflage meines Lehrbuches.

3) Auf diesen Punkt hat übrigens schon Küchenmeister (32 pag. 24) hingewiesen.

2. Entwicklung der Lymphknötchen des Processus vermiformis des Menschen.

Ein glücklicher Zufall spielte mir mehrere menschliche Embryonen in die Hand, deren Darmwand so gut erhalten war, dass sie für die in Rede stehenden Fragen untersucht werden konnte. Besonders gut erhalten erwies sich der unterste Abschnitt des Wurmfortsatzes mehrerer Foeten, bei denen nicht nur das Epithel noch fest auf der Tunica propria haftete, sondern sogar noch einzelne Mitosen sichtbar waren.

Der jüngste meiner menschlichen Foeten, aus dem dritten Monat stammend (6 cm Scheitelsteisslänge), zeigte im blinden Ende des Wurmfortsatzes noch ganz primitive Verhältnisse ähnlich denen, die Brand (4) in Fig. 5a seiner Abhandlung abbildet: in der Mitte befinden sich unregelmässige aus Bindegewebe und Epithel bestehende Zöttchen, denen sich noch weiter oben (dem Coecum zu) die ersten Anlagen der Darmdrüsen als ganz kurze Säckchen anschlossen. Der noch nicht in Tunica propria und Submucosa geschiedene Theil der bindegewebigen Schleimhaut bestand in den unteren, dem blinden Ende näheren Parthien durchweg aus einem zarten Netz von Bindegewebszellen, in den oberen Parthien liess sich hie und da ein Leucocyt, meist in der Nähe von Blutgefässen nachweisen. Epithel und Bindegewebe waren stets durch eine scharfe Linie deutlich von einander getrennt.

Bei dem nächstälteren Foetus von 14 cm Scheitelsteisslänge liessen sich in der bindegewebigen Schleimhaut zwei Zonen, eine mehr centrale (dem Lumen nähere), zellenreichere und eine peripherische, zellenärmere unterscheiden. Epithel und Bindegewebe waren scharf von einander geschieden. Letzteres bestand fast durchweg aus sternförmigen Zellen mit ovalem hellem Kern, nur an einzelnen Stellen befanden sich Gruppen von Zellen, die durch ihren tief dunkel gefärbten Kern schon bei mittelstarken Vergrösserungen sich deutlich abhoben.

In Fig. 17 habe ich eine solche Gruppe abgebildet; sie war auf 6 Schnitten zu sehen, die Zahl sämmtlicher auf diesen Schnitten gelegener Zellen betrug ca. 50. Es wird niemand einfallen, diese Zellen zum Epithel der Oberfläche und der Drüsen in Beziehung bringen zu wollen, sie lagen weit ab von diesem, nicht nur auf dem abgebildeten Schnitt, sondern auch auf den

Nachbarschnitten, nahe der zellarmen Zone in nächster Nähe eines Blutgefässes. Starke Vergrösserung lässt über die Natur dieser Zellen keinen Zweifel aufkommen, es sind Leucocyten, die nicht nur durch ihren Kern, sondern auch ihren rundlichen Zellleib, der sich mit Eosin stärker gefärbt hat, als das zarte Protoplasma der Bindegewebszellen, sofort zu unterscheiden sind (Fig. 18). Solche Leucocyten-Gruppen finden sich nun nicht nur in der Tiefe der bindegewebigen Schleimhaut, sondern auch in den Zotten selbst, dort bilden sie mit den ohnehin da reichlicher vorhandenen Bindegewebszellen einen dichten Zellhaufen, den man wohl als die erste Anlage eines Knötchens ansprechen könnte. Schon in diesem frühen Stadium wandern einzelne Leucocyten in das Epithel, das die Spitze dieser Zotten deckt; dass der Gedanke, diese Leucocyten aus dem Epithel abzuleiten, ganz von der Hand zu weisen ist, habe ich schon früher einmal ausführlich erörtert (15).

In späteren Stadien — es liegen mir hier Serien durch den Blinddarm und Wurmfortsatz zweier menschlicher Foeten aus dem 5. Monat vor — zeigt der bindegewebige Schleimhauttheil im Wurmfortsatz neben der schon früher angedeuteten Trennung in zwei, der künftigen Tunica propria und der Submucosa entsprechende Zonen eine bedeutende Vermehrung der Leucocyten, die (Fig. 19) vorzugsweise die Tunica propria Zone bevölkern, indessen auch nicht in der Submucosa fehlen; ihre Gruppirung ist eine ganz unregelmässige, bald bilden sie dicht gedrängte Massen, die man schon als Knötchen ansprechen könnte, bald sind sie diffus vertheilt; die Schleimhaut erhält dadurch ein fleckiges Aussehen, ähnlich dem, das ich früher in der Schleimhaut junger Tonsillen beschrieben und abgebildet habe (17 Fig. 6). Zahlreiche mit Leucocyten prall gefüllte Lymphgefässe verlaufen in der Submucosa. Eine Muscularis mucosae fehlt im Wurmfortsatz, ist aber im angrenzenden Theil des Coecum schon angelegt. Dort liegen fast ausschliesslich in der Tunica propria die im Ganzen spärlichen Leucocyten, die hie und da in dichterer Anhäufung gruppirt die Anlage eines Knötchens bilden. Diese Anlagen sind stets in dem Raum zwischen zwei Darmdrüsen, niemals am blinden Ende der Drüsen gelegen. Das Epithel der Oberfläche wie der Drüsen ist überall stets scharf von der Tunica propria abgegrenzt, genetische Beziehungen zwischen Epithel und Leucocyten sind nirgends zu sehen.

Im 6. Monat endlich ist die Entwicklung der bindegewebigen Schleimhaut in sofern weiter vorgeschritten, als eine deutliche Muscularis mucosae aufgetreten ist. Sie zieht unter dem Grunde der Darmdrüsen dahin und fehlt — abgesehen von den Stellen, wo die später zu beschreibenden zurückgebildeten Drüsen liegen — nur da, wo es zur Entwicklung von Darmlymphknötchen gekommen ist. Ferner ist die Gruppirung der Leucocyten eine andere geworden: der grösste Theil der Schleimhaut — und zwar fast ausschliesslich der Tunica propria — enthält nur eine geringe Menge von Leucocyten, an einzelnen Stellen aber bestehen compakte, ziemlich gut von der Umgebung abgegrenzte Leucocytenhaufen, deutliche Knötchen. Sie erstrecken sich vom Epithel der Oberfläche bis tief in die Submucosa, sind aber von der Ringmuskelschicht durch eine schmale Zone leucocytenarmen Bindegewebes getrennt. Keimcentren fehlen noch. Der Einfluss dieser wachsenden Knötchen auf ihre Umgebung ist unverkennbar, die benachbarten Drüsen stehen schräg, sie sind zur Seite gedrängt, das Epithel der Knötchenkuppe ist wesentlich niedriger, als das der Umgebung (Fig. 23). Es sind also jetzt schon Zustände deutlich ausgeprägt, die auch beim Erwachsenen bestehen und von Rüdinger dort schon beschrieben und abgebildet worden sind (37 pag. 134). Auch in diesem Stadium sind Epithel und Bindegewebe scharf von einander getrennt, nirgends bestehen Bilder, die zu Gunsten einer Einwanderung epithelialer Elemente ausgelegt werden könnten.

Weitere Untersuchungen an älteren Foeten über Wachsthum und Ausbildung der Knötchen habe ich nicht angestellt; sie schienen mir unnöthig, nachdem einmal nachgewiesen war, dass auch beim Menschen die ersten Leucocyten in der bindegewebigen Schleimhaut in der nächsten Umgebung der Blutgefässe auftreten und dass die Lymphknötchen durch Anhäufungen von Leucocyten in den Maschen des Bindegewebes entstehen, ohne jedwede Betheiligung des Darm-Epithels. Beim Menschen liegen die Verhältnisse in sofern einfacher, als die Knötchen auch in der Tunica propria liegen, dass also Einrichtungen, wie wir sie in den submucösen Drüsen des Meerschweinchens kennen, hier überflüssig sind. Innigere Beziehungen zwischen Drüsen und Knötchen bestehen hier nicht. Dagegen habe ich an den Darmdrüsen des menschlichen Wurmfortsatzes Verhältnisse gefunden, nach denen

ich bei Thieren vergeblich gesucht hatte. Sie haben zwar mit der Entwicklung der Darmlymphknötchen direkt nichts zu thun, sind aber für die hier aufgeworfenen Streitfragen so lehrreich, dass deren Beschreibung gerade an diesem Platze nothwendig ist. Ich meine

3. die Rückbildung von Darmdrüsen des menschlichen Wurmfortsatzes.

Die ersten Spuren dieses Processes finde ich bei dem Foetus von 14 cm Scheitelsteisslänge. Die Drüsen waren da schon wohl ausgebildet, auffallend waren die ganz erheblichen Unterschiede in Dicke und Länge (Fig. 16). Einzelne Drüsen sind nur schmal und kurz [1]) — andere mehr als doppelt so lang — reichen mit ihrem blinden Ende bis nahe an die Ringmuskelschicht, ihr Lumen ist gross, nicht selten terminal erweitert. Das Gleiche war bei einem der Foeten aus dem 5. Monat (17 cm Scheitelsteisslänge) zu beobachten, neu aber war, dass ein Theil dieser grossen Drüsen mit einer dickeren, bindegewebigen Faserhülle umgeben war, die in concentrischen Zügen die ganze Drüse umkreisten.

Diese Verdickung des Bindegewebes ist die Einleitung zu einem Rückbildungsprocess der Drüsen, der in der Serie vom zweiten, etwas älteren Foetus desselben Monats gut zu beobachten war. In Fig. 19 habe ich einen Querschnitt des Wurmfortsatzes dieses Foetus abgebildet. Man erkennt noch Zotten, die mit einem cylindrischen Epithel überkleidet sind; dasselbe besteht fast ausschliesslich aus Becherzellen, die auch die Auskleidung der Darmdrüsen bilden. Eine ganze Anzahl von Drüsenanschnitten zeigen keine Verbindung mit dem Oberflächenepithel. Ich habe jeden dieser Schnitte an der Hand der Serie controllirt, die mit *z* bezeichneten Drüsen hängen mit dem Oberflächenepithel zusammen; unter Umständen kann dieser Zusammenhang erst nach Durchsicht einer grösseren Anzahl von Schnitten constatirt werden, da viele Drüsen umbiegend eine Strecke weit horizontal zur Oberfläche, parallel der Längsachse des Wurmfortsatzes verlaufen. So musste z. B. die Drüse *z'* (Fig. 19 rechts unten)

1) Es versteht sich von selbst, dass die kleinen Drüsen nicht etwa Tangentialschnitte grosser Drüsen sind; vor einer solchen Verwechslung schützt die Controlle an der lückenlosen Serie.

25 Schnitte, also nahezu 0,2 mm verfolgt werden, bis ihre Verbindung mit dem Oberflächenepithel sichtbar wurde. Andere Drüsen aber stehen mit dem Oberflächenepithel nicht mehr in Zusammenhang, sie sind an ihrer starken Bindegewebshülle (—30 μ) besonders kenntlich. Diese Hülle ist auch an anderen nicht abgeschnürten vorhanden, bald dicker (*z'*), bald dünner, an manchen Drüsen fehlt sie vollkommen. Ich glaube nicht fehl zu gehen mit der Annahme, dass alle Drüsen mit dicker Hülle zur Abschnürung bestimmt, dem Untergange geweiht sind, denn weder die Drüsen des benachbarten Coecum dieses Foetus, noch die Darmdrüsen des Wurmfortsatzes des erwachsenen Menschen — es stehen mir Präparate von 2 hingerichteten, jungen Männern zur Verfügung — zeigen Drüsen mit dicker Bindegewebshülle. Die Abschnürung selbst vollzieht sich in der Weise, dass die Verbindung des Drüsenhalses mit der Oberfläche sich zu einem soliden schmalen Epithelstrang umbildet, der dann reisst. Das Epithel besteht an jener Stelle nicht mehr aus Becherzellen, sondern aus schräg gegen den Drüsengrund geneigten Cylindern, die sich allmählich zu kubischen oder abgeplatteten Elementen umgestalten.

Die Drüse stellt jetzt einen allseitig geschlossenen grossen Sack dar; das in Fig. 20 abgebildete Exemplar hatte eine Länge von 0,4 mm, eine Breite von 0,15 mm, der parallel der Längsachse des Wurmfortsatzes gerichtete Durchmesser betrug 0,3 mm, während der Dickendurchmesser einer sonst gleich langen nicht geschlossenen Drüse nur 0,05 mm ausmachte. Die Wandung des Sackes war nicht gleichmässig glatt, sondern an verschiedenen Stellen, am Grund und an der gegen das blinde Wurmfortsatzende gerichteten Seite mit kleinen Divertikeln ausgestattet. Besondere Aufmerksamkeit beansprucht die epitheliale Auskleidung des Sackes, sie ist ungleich: an der Spitze sind die Epithelzellen abgeplattete oder kubische Elemente, durchaus protoplasmatisch, mit rundlichem oder ovalem, dann schräg abwärts gerichteten Kern; Becherzellen fehlen hier oben; verfolgt man aber das Epithel nach abwärts, gegen den Grund des Sackes, so findet man anfangs vereinzelte, weiter unten immer mehr Becherzellen, die zuletzt am Grunde fast ausschliesslich die epitheliale Auskleidung darstellen, von diesen Becherzellen stammt der In-

halt des Sackes, eine aus Strängen und dünnen Schleiern bestehende Masse — Schleim, wie die Farbenreaction ergibt. Einzelne zerfallende Leucocyten sind dem Schleim beigemischt.

Das weitere Schicksal der abgeschnürten Drüse gestaltet sich nun der Art, dass der Sack zusammenfällt, und zwar so, dass der Grund am längsten erhalten bleibt, das Epithel wird immer ärmer an Becherzellen, bald besteht die ganze Auskleidung des Sackes aus niedrigen Cylinderzellen mit ovalem Kern (Fig. 21), die sich abplatten und zuletzt verschwinden (Fig. 22), d. h. zerfallen; der nun stark verkleinerte Sack ist bald mit Zerfallproducten des Epithels und mit gleichfalls zu Grunde gehenden Leucocyten gefüllt. Der Beweis, dass auch letztere im Absterben sind, liegt in dem Verhalten der Kerne, die keineswegs polymorph sind, wie man sie so vielfach an wandernden Leucocyten findet, sondern in 2, 3 und mehr unregelmässig geformte Brocken zerfallen sind. Auch findet man vielfach rundliche Körper ohne Chromatintheile, kleine Complexe von Körnchen, Formen, die alle durch Uebergänge mit einander verbunden den ganzen Zerfallprocess deutlich illustriren. Dass die Inhaltsmasse des Sackes nicht allein auf Rechnung der Leucocyten zu setzen ist, geht nicht nur aus dem Dasein von Schleimfetzen hervor, sondern auch aus der Thatsache, dass das Epithel Lücken zeigt, die mit Zerfallmassen gefüllt sind (Fig. 22). Als letzten Rest der Drüse findet man dann minimale, 0,05—0,15 mm messende Gruppen kleiner Epithelzellen, die von einer dicken bindegewebigen Kapsel (Fig. 19 *a'*) umgeben sind. Der ganze Process erinnert an die Verhältnisse, die Ruge (13) bei der Rückbildung der Ovarialfollikel beschrieben hat, woselbst die in das abgestorbene Ei eingedrungenen Zellen sich mit den Stoffen desselben beladen, sie erweichen, auf diese Weise resorptionsfähig machen, dann selbst aber zu Grunde gehen.

Vorstehend beschriebene Eigenthümlichkeiten sind im ganzen Wurmfortsatz zu constatiren, sie finden sich ferner noch im untern umgebogenen Ende des Coecum, hören dann aber, bei weiterer Verfolgung der Serie nach aufwärts (gegen die Mündung des Ileum zu) allmählich auf und zwar in der Weise, dass zuerst abgeschnürte Drüsen fehlen, während eine kleine Strecke weit noch Drüsen mit dicker Bindegewebshülle vorkommen, die dann

schliesslich auch verschwinden. Von da ab zeigt das Coecum den längst bekannten Bau [1]).

Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Processus vermiformis eines etwas älteren menschlichen Embryo aus dem 6. Monat, dessen histologische Erhaltung ebenfalls eine gute ist; das Epithel sitzt überall fest der Tunica propria auf. Auch hier findet man abschnürende und abgeschnürte Drüsen, die durch ihr weiteres Lumen leicht aufzufinden sind und die gleiche dicke Bindegewebshülle, das gleiche in dem früheren Stadium schon beschriebene degenerirende Epithel zeigen. Aber sie sind in relativ geringerer Anzahl zu finden und dieser Umstand veranlasst mich anzunehmen, dass dieser ganze Process der Drüsenrückbildung nur auf embryonale Perioden beschränkt ist.

Die in Vorstehendem geschilderten Befunde sind nach zwei Richtungen hin interessant. Erstens ist hier zum ersten Male nachgewiesen, dass Drüsen sich wirklich zurückbilden — wie wenig die früheren diesbezüglichen Angaben das Recht haben, als Nachweise zu gelten, soll weiter unten erörtert werden —, der Processus vermiformis des Menschen stehe hier im Gegensatz zu demjenigen der bisher darauf untersuchten Thiere, bei denen keine Rückbildungen von Drüsen nachweisbar waren.

Dieser Gegensatz ist aber durchaus verständlich, wenn wir berücksichtigen, dass der menschliche Wurmfortsatz überhaupt ein rudimentäres Organ ist, was von dem häufig ebenso benannten, besser aber Blinddarm zu bezeichnenden Organ der meisten Säuger nicht gesagt werden kann. Dass aber ein im Ganzen sich rückbildendes Organ auch in Einzelheiten Rückbildungen aufweist, hat gewiss nichts Wunderbares an sich [2]).

Zweitens wird der Beweis geliefert, dass Entwicklung von Darmlymphknötchen und Rückbildung von Darmdrüsen Processe sind, die wohl zu gleicher Zeit ablaufen können, die aber

1) Hier und da findet man eine Drüse durch die Muscularis mucosae bis in die Submucosa hineinreichend.

2) Es wäre nicht uninteressant, Wurmfortsätze von Thieren daraufhin zu untersuchen. Die Frage: „kommen auch hier sich rückbildende Drüsen vor“ könnte aber nur bei Berücksichtigung auch entwicklungsgeschichtlicher Epochen beantwortet werden, denn auch beim Menschen sind diese Drüsen nur in gewissen Stadien nachweisbar.

gar nichts mit einander zu thun haben. Die dicke Bindegewebshülle, welche die zu Grunde gehenden Drüsen von dem adenoiden Gewebe der Lymphknötchen trennt, schliesst die Annahme, dass die Elemente der Drüsen etwa gelockert und dann den Elementen der Lymphknötchen beigemischt werden können, völlig aus (vgl. Fig. 19 u. 21). Nicht selten begegnet man Schnitten, in denen eine reducirte Drüse gerade das Centrum eines Knötchens einzunehmen scheint, man könnte sich da vielleicht sogar veranlasst sehen, in solchen Objecten die erste Entwicklung eines Keimcentrums zu erblicken. Das wäre ein Irrthum, denn der Verfolg der Serie zeigt immer, dass die reducirten Drüsen nur am Rande des Knötchens liegen, zuweilen sogar in dessen Peripherie hineingepresst sind. Das Centrum der Knötchen enthält keine reducirten Drüsen.

4. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die ersten Darm-Leucocyten treten beim Meerschweinchen und beim Menschen in der bindegewebigen Schleimhaut auf, und zwar in der Nähe der Blutgefässe.

2. Die Darmlymphknötchen entstehen beim Meerschweinchen in den tiefen, der Submucosa entsprechenden Schichten der bindegewebigen Schleimhaut und zwar durch Einlagerung zahlreicher Leucocyten zwischen die bindegewebigen Elemente. Damit ist das adenoide Gewebe des Knötchens hergestellt. Die submucöse Lagerung der Knötchen bleibt bestehen; der Contakt mit dem Darmepithel wird nicht dadurch bewirkt, dass die Knötchen in die Tunica propria hinauf wachsen, sondern dadurch, dass früher oder später Verlängerungen der Darmdrüsen in die Submucosa, in das dort befindliche Gewebe der Knötchen herab-wachsen. Diese submucösen Verlängerungen erweitern sich terminal und treiben eine Anzahl hohl werdender Sprossen. Anfangs erstrecken sich die submucösen Drüsenparthien durch die ganze Dicke der Knötchen bis zur Ringmuskelschicht, später werden sie durch die starke Entwicklung des Knötchengewebes gegen die Unterfläche der Muscularis mucosae hinaufgedrängt. Eine Rückbildung der submucösen Drüsen findet nicht statt.

3. Beim Menschen entwickeln sich die Darmlymphknötchen in ähnlicher Weise, nur ist ihre Lagerung keine ausgesprochen submucöse; sie erstrecken sich vielmehr, sobald sie etwas ausge-

bildet sind, durch die ganze Dicke der bindegewebigen Schleimhaut und berühren mit ihrer Kuppe das Epithel der Darmoberfläche. In Folge dessen kommt es auch nicht zu engeren Beziehungen zwischen Knötchen und Drüsen.

4. Weder das Epithel der Darmoberfläche, noch dasjenige der Darmdrüsen ist zu irgend einer Zeit an der Bildung oder Vermehrung der Leucocyten activ betheiligt. Es bestehen keinerlei genetische Beziehungen zwischen Epithel und den Elementen der Lymphknötchen.

5. Beim Menschen bilden sich im 5. und 6. Foetalmonat viele Drüsen des Processus vermiformis zurück. Dieser Process steht in keiner Beziehung zur Entwickelung der Lymphknötchen.

C. Kritik.

Es ist nun meine nächste Aufgabe, die meinen Ergebnissen widersprechenden Resultate anderer Autoren zu prüfen und die Ursache der Differenzen aufzuklären. Retterer's Arbeiten, die ja die nächste Veranlassung zu diesen meinen Untersuchungen gewesen sind, sollen zuerst besprochen werden. Schon in der Schilderung der ersten Stadien bestehen scharfe Gegensätze; nach Retterer werden epitheliale Sprossen durch Bindegewebe zersprengt, ihre Elemente in Leucocyten umgewandelt. Nach meinen Untersuchungen treten die ersten Leucocyten im Bindegewebe auf, das Epithel ist in keiner Weise dabei betheiligt. Dieser Widerspruch erklärt sich zum Theil dadurch, dass die ersten Knötchenanlagen von Retterer gar nicht untersucht worden sind. Retterer giebt zwar an, dass bei 7 cm langen Meerschweinchen-Foeten die ersten Modificationen der Mucosa in Form einer Verdickung des Chorion (d. i. der bindegewebigen Schleimhaut) auftreten (31 pag. 36), allein er begnügt sich nur mit dieser kurzen Bemerkung, um sofort überzugehen auf eine Beschreibung eines 8 cm langen Foetus, die ebenso wie die dazu gegebene Figur 3 deutlich zeigt, dass hier schon ein vorgeschritteneres Stadium vorliegt[1]). Die gut entwickelte Muscularis

1) Dass Retterer an einem gleich grossen Thiere ältere Stadien fand, wie ich, erklärt sich vielleicht auch dadurch, dass Retterer einzig allein die Tonsilla colica studierte, ich aber auch andere, dieser Knötchengruppe benachbarte Parthien der Schleimhaut untersucht habe, die stets jüngere Stadien enthalten.

mucosae, das Dasein umgebogener Drüsen, die Massen der Leucocyten sprechen deutlich dafür, dass die Anlage älter ist, als die in meinen Figuren 4 und 5, ja selbst 6 und 8 abgebildeten Stadien. Zum andern Theil ist die Differenz unserer Angaben bedingt durch dieselben Fehler, die ich schon früher (17 pag. 13) bezüglich der Mandelentwicklung Rettерer zum Vorwurf machen musste, Tangential- und Schrägschnitte spielen hier eine verhängnissvolle Rolle. Auf solchen Schnitten fusst u. a. auch die Angabe, dass das blinde Ende der Krypten aus kleinen rundlichen Zellen mit rundem Kern bestehen; gewiss, derartigen Bildern begegnet man ungeheuer oft (vergl. z. B. meine Fig. 16 unten), sie kommen dadurch zu Stande, dass das untere Ende der Drüse oft häufig etwas abgebogen ist. Starke Vergrösserungen und die Betrachtung der nächsten Schnitte geben sofort den Aufschluss: auch die Kerne der im Drüsenende befindlichen Epithelzellen sind oval und daraus ergiebt sich, dass auch von kleinen runden Zellen keine Rede sein kann. Derartige Fehler wären vermieden worden, wenn R. eben seine Serien auch richtig benutzt hätte, auf diesen unentbehrlichen Untersuchungsmodus ist offenbar gar kein Gewicht gelegt worden — oder es konnte wegen der Beschaffenheit der Serien kein Gewicht gelegt werden. Die ganze Lehre von der Abschnürung epithelialer Sprossen ruht auf einer Unterlassungssünde; es ist nicht schwer, an Tonsillenserien den Nachweis zu liefern, dass die scheinbar isolirten Epithelknospen alle mit dem Oberflächenepithel zusammenhängen, dazu genügt das einfache Durchsehen der Serie, es ist aber kaum möglich, den gleichen Nachweis an den Darmdrüsen der Knötchenhaufen zu erbringen, wenn man nicht durch genaue Zeichnungen Controle übt. Denn die gebogenen, an jenen Stellen verästelten Darmdrüsen des Meerschweinchens stehen dicht neben einander, der Entscheid ist einzig möglich, wenn man in der von mir oben (pag. 23) angegebenen Weise verfährt. Ich bin fest überzeugt, dass Rettерer — gute Serien vorausgesetzt — schon bei dem ersten ähnlichen Versuch seinen Irrthum einsehen würde. Unsere übrigen Differenzen liegen nicht in Beobachtungsfehlern, sondern in unrichtigen Deutungen richtiger Beobachtungen. Es ist wahr, dass die submucösen Drüsen bei jüngeren Thieren bis zur Ringmuskelschichte reichen, bei älteren Thieren aber von derselben entfernt endigen, es ist aber falsch, daraus den Schluss

zu ziehen, dass diese Drüsen zurückgebildet seien: die Submucosa ist — durch Wachsthum der Darmlymphknötchen — erheblich dicker geworden, die Verkürzung der submucösen Darmdrüsen ist nur eine relative; die Drüsen sind im Gegentheil absolut länger, sie sind gewachsen (siehe auch pag. 25). Die Angabe endlich, dass die Zahl der Seitensprossen beim erwachsenen Thiere abgenommen habe, beruht wohl nur auf einer oberflächlichen Schätzung. Die Sprossenzahl wechselt individuell derart, dass mir der Nachweis ihrer Verminderung geradezu unmöglich erscheint. So sind die Gegensätze zwischen Retterer und mir unversöhnliche, ich bin gezwungen, seine ganze diesbezügliche Darstellung als eine verfehlte, auf Beobachtungsfehlern und falschen Deutungen beruhende zu bezeichnen. Ich stehe mit diesem Urtheil in gleicher Linie mit denen, die später als Retterer die Entwicklung der Darmlymphknötchen untersucht haben — bis auf einen Punkt: Küchenmeister (32) sowohl wie Czermak (26) sind der Meinung, dass Seitenknospen („Epithelschläuche" K., „Kryptenknospen" C.) durch eingewanderte Leucocyten aufgelockert werden und allmählich verschwinden. Küchenmeister hat wiederholt in seinen Präparaten Zellen der Epithelschläuche gefunden, „die im Untergang begriffen schienen" (pag. 22). Leider fehlten diesbezügliche Abbildungen. Ich habe mich deshalb an den Nachfolger von Brunn's, Herrn Professor Barfurth, gewendet, der meiner Bitte um Zusendung von diesbezüglichen Präparaten Küchenmeister's in freundlichster Weise nachkam. Die Schnitte zeigten mir Nichts, das mir unbekannt gewesen wäre, aber sie haben mir doch Aufklärung gegeben, was K. zu der Annahme untergehender Epithelschläuche veranlasst hat; es handelt sich um jene hellen Flecke, die in ziemlich regelmässigen Abständen im Knötchen, bald in der Tiefe desselben, im submucösen Abschnitt, bald im Kuppentheil gelegen sind; sie fehlen oft völlig, in anderen Fällen sind sie unregelmässig vertheilt; bald sind sie grösser, bald sind sie kleiner. Bei genauer Untersuchung ergiebt sich, dass die Flecke aus einzelnen oder aus ein Paar Zellen bestehen, die durch ihren grossen, bläschenförmigen hellen Kern und ihr reichliches Protoplasma sich von den kleinkernigen, protoplasmaarmen anderen Zellen deutlich unterscheiden (Fig. 24). Auf den ersten Blick könnte man an Epithelreste denken, aber die Aehnlichkeit mit kleinen

Hassal'schen Körperchen, mit denen sie Küchenmeister zu vergleichen geneigt ist, ist denn doch nur eine sehr entfernte; es fehlt die concentrische Schichtung, die bei den Hassal'schen Körperchen durch die dichte Aneinanderlagerung mehrerer Epithelzellen bewirkt wird, es fehlt ferner der degenerirende Kern. Freilich ist an sehr feinen Schnitten oft in den hellen Flecken nichts von einem Kern zu sehen, der Schnitt ist eben am Kern vorbeigegangen. Die Aehnlichkeit der Zellen mit Epithelzellen ist nicht zu läugnen, aber damit ist doch noch lange nicht der Beweis erbracht, dass es sich wirklich um Epithelzellen handelt, nicht die Form einer Zelle allein ist maassgebend für ihre Natur, wer vermöchte einer isolirten platten oder rundlichen Zelle anzusehen, ob sie dem Epithel oder dem Bindegewebe angehört? Erst ihre Beziehungen zur Umgebung und ihre Genese erlauben die Entscheidung, die unter Umständen sehr schwer fallen kann. Hier liegt nicht die geringste Beobachtung vor, dass die fraglichen Zellen aus dem Epithel kommen, Niemand hat noch mikroskopische Bilder demonstrirt, die Uebergangsformen von zweifellosen Epithelzellen zu diesen Gebilden zeigten; ich halte diese Zellen für grosse Bindegewebszellen, wie sie schon längst als Bestandtheile der Lymphknötchen, der Milz etc. beschrieben worden sind, für jene Elemente, die ja schon öfter die Grundlage falscher Voraussetzungen abgegeben haben. Das ist Robin, dem Lehrer Retterer's begegnet (vergl. 17 pag. 16), und ich glaube kaum fehl zu gehen, wenn ich den grossen „epitheloiden" Zellen, die man in der Milz findet, einen guten Theil der Schuld zuschiebe, dafür, dass man die Milz aus dem Entoderm abzuleiten versucht hat. Wie verführerisch sich die Bilder oft gestalten, das weiss jeder, der gute Schnitte durch Keimcentra von Lymphknötchen des Darmes (besonders des Processus vermiformis des erwachsenen Menschen) gesehen hat. Die Aehnlichkeit mit einer Epithelzellengruppe ist oft sehr gross; ohne Weiteres dürfen wir einen solchen Körper aber nicht epithelial nennen, es gehört doch zum Begriff des Epithels, dass zusammenhängende Lagen von Zellen vorliegen, welche äussere oder innere Oberflächen des Körpers bedecken oder bedeckt haben. Beides ist nicht der Fall, die Entwicklungsgeschichte giebt hier ganz bestimmten Aufschluss. Es sind Gruppen von Bindegewebszellen, von Zellen ganz ähnlich den grossen oft pigmentirten Elementen,

die im Darme von Kaninchen und von Meerschweinchen („Phagocyten") gefunden werden. Die „Zellen der Epithelschläuche" Küchenmeister's sind also gar keine Epithelzellen.

Eingehender sind die diesbezüglichen Beschreibungen Czermak's, denen auch eine Reihe von Abbildungen beigegeben ist. Allein weder die Einen noch die Andern können mir Vertrauen einflössen. Was soll man dazu sagen, wenn man liest, dass die Kerne in manchen Epithelzellen „so stark in die Höhe wachsen, dass sie vom Fuss bis zum Saum einer Epithelzelle sich ausdehnen," dass „an mehreren Spiralwindungen zu sehen sind — Spuren des Widerstandes, den der Kern beim Wachsen überwinden musste?" Schliesslich soll der Kern durch quere Einschnitte in eine Säule kleiner Kerne abgetheilt werden, von denen sich die einen in Schleimtropfen umwandeln, die andern durch eine Art Austrocknung zu kleinen glänzenden Körperchen umgestaltet werden. Die Figuren, die als Dokumente für All das vorgelegt werden, beweisen nur die grosse Genügsamkeit und — vorausgesetzt, dass die Zeichnungen naturgetreu sind — die nicht sehr hochstehende Technik des Autors. Der Schluss-Satz: „Die Kryptenknospen werden theilweise verhornt (indem sie Homologa der Hassal'schen Körper bilden); dann werden sie von Retoblasten (d. s. Bindegewebszellen, welche das Reticulum der Lymphknoten bilden, Ref.), durchwachsen, verzehrt, so dass an ihrer Stelle nur eine Gruppe grosser Phagocyten bleibt; die Epithelkerne werden in Hornpartikelchen und vielleicht in Pigmentkugeln umgewandelt", wird in der vorausgehenden Beschreibung nicht so gestützt, dass der Leser sich veranlasst sehen könnte, zuzustimmen. Ich bedaure, den Inhalt dieses Kapitels als unbrauchbar ablehnen zu müssen, die Rückbildung von Epithelparthien ist hier nicht bewiesen.

Hier ist auch Platz zur Besprechung der Resultate Rüdinger's (19, 37), der im Wurmfortsatz des Menschen sowohl wie auch beim Hunde Rückbildungen von Darmdrüsen beschrieben hat. Zunächst möge bemerkt werden, dass das, was ich am menschlichen Foetus gesehen habe, nicht die geringste Uebereinstimmung zeigt mit den Präparaten Rüdinger's, von denen eine ganze Reihe von Abbildungen vorliegt. Die Thatsachen, dass da, wo Knötchen sind, die Drüsen fehlen, dass die Durchmesser der Drüsen sehr verschieden gross sind, dass endlich das

Epithel vieler Drüsen an einzelnen Stellen nicht Cylinderzellen, sondern mehrere Lagen rundlicher Zellen zeigt, haben Rüdinger zu dem Schluss veranlasst, dass unter dem Einfluss des wachsenden Knötchens die Drüsen sich zurückbilden, dass ihre Cylinderzellen zu Rundzellen werden und dass auch eine theilweise Neubildung an Stelle der verloren gegangenen Drüsen stattfinde. Auf den Abschnitt, der die Theilung durch Amitose, freie Kerne und dergleichen behandelt, möchte ich um so weniger eintreten, als ich schon bei der Bekämpfung der Darstellungen v. Davidoff's diese Punkte eingehend besprochen habe (15). Dagegen möchte ich unter Heranziehung der Figuren Rüdinger's die beschriebenen Veränderungen des Drüsenepithels etwas genauer prüfen. Dass die Durchwanderung von Leucocyten dabei eine Rolle spielt, giebt Rüdinger selbst an. Die Abbildungen lassen wenig davon erkennen; eine viel grössere Rolle aber spielen wieder die leidigen Schrägschnitte, die auch hier missverstanden worden sind. Ich kann mir die Querschnitte der Fig. VI (19) nicht anders erklären; der Schnitt rechts unten hat offenbar das unterste Ende der Drüse getroffen, er ist ein reiner Querschnitt der Drüse, aber ein Schrägschnitt des Drüsenepithels, dessen Zellen im Drüsengrunde mit ihrer Längsachse ja anders orientirt sind als im Drüsenkörper. Um Schrägschnitte gebogener Drüsen handelt es sich offenbar auch bei Figur 13 (37); das geht auch aus dem Text (pag. 127) hervor. Nachdem Rüdinger geschildert hat, wie die Cylinderzellen sich in Rundzellen umgewandelt haben („man darf wohl sagen, dieselben haben Leucocyten-Eigenschaften angenommen"), schreibt er weiter: „Die ganze übrige Umgebung ist von Leucocyten durchsetzt und bei einem Vergleich dieser mit den Rundzellen, die aus den Epithelzellen hervorgegangen sind, besteht der wesentliche Unterschied darin, dass die Kerne der Rundzellen viel grösser sind als jene der Leucocyten" und „dass die Kerne der Leucocyten etwas intensiver gefärbt erscheinen, als jene der Epithelzellen". Wer beim Anblick der Figur 13 noch nicht ganz sicher war, wird es durch jene Worte. Die „Rundzellen" sind Quer- und Schrägschnitte von Cylinderzellen, daher der grössere Kern, daher die hellere Färbung [1]).

1) Dass in der Figur 13 die Kerne der Rundzellen meist violett, diejenigen der Cylinderzellen roth sind, ist wohl mehr der Ausdruck der Leistung des Zeichners, als derjenigen des Präparates.

Die Textbemerkung (19 pag. 137), „Das Lumen derselben (der Drüse) ist verschwunden und treten schon die Eigenthümlichkeiten des Solitärfollikels auf", sagt auch mehr, als die Figur zeigt, denn die Eigenthümlichkeiten eines Follikels bestehen doch nicht in einer Gruppe meist ovaler Kerne? Ich kann also diese Beweisführung für die Umwandlung von Cylinderzellen in Rundzellen nicht anerkennen, sie beruht auf einer Täuschung. Ebensowenig kann aber der verschiedene Durchmesser der Drüsen als Beweis für Rück- oder Neubildung herangezogen werden. Die Drüsen des menschlichen Wurmfortsatzes sind schon in embryonaler Zeit nicht nur verschieden lang und dick, sondern auch die einzelne Drüse zeigt in verschiedenen Höhen wesentliche Kaliberschwankungen (vgl. Fig. 16).

Etwas anderes ist es mit den Drüsen ohne Lumen; auch hier können Durchschnitte durch das blinde Ende Verwechslungen schaffen, aber es können auch wirkliche atrophische Drüsen vorliegen. Nach den Mittheilungen von Ribbert (24) findet häufig eine partielle Obliteration des Wurmfortsatzes statt, die mit dem höheren Alter zunimmt; es handelt sich hier nicht um eine pathologische Erscheinung, sondern um einen Involutionsvorgang. Die Drüsen wurden niemals in den obliterirten Theil mit einbezogen, sie mussten sich also vorher zurückgebildet haben. Wie diese Rückbildung erfolgt, konnte bei der Beschaffenheit des Materials nicht genau eruirt werden. Herr College Ribbert hatte die Freundlichkeit, mir diesbezügliche Präparate zu demonstriren; die atrophischen, an ihrem blinden Ende dünneren Drüsen haben gar keine Aehnlichkeit mit den beim Foetus sich rückbildenden Formen, davon haben wir uns Beide überzeugt. Es liess sich nicht feststellen, ob etwa Beziehungen zwischen Knötchen und rückbildenden Drüsen vorkommen. Wer etwa immer noch geneigt wäre, aus zugrundegehenden Drüsen Knötchenhaufen abzuleiten, wird in den weiteren Beobachtungen Ribbert's, dass die Knötchen am Verwachsungswinkel des Wurmfortsatzes meist klein waren, dass sie im obliterirten Theil gewöhnlich völlig verschwanden, schwerlich eine Stütze finden.

Ich wende mich nunmehr zu der kleinen Mittheilung von Klaatsch (28), der zunächst die bisher klare Definition von „Follikel" völlig verwischt. „Follikel" (Lymphknötchen N. A.) ist ein umschriebener Haufen von kleinen Zellen (Leucocyten),

die in den Maschen eines zarten Bindegewebsnetzes eingebettet sind (adenoides Gewebe). Diese allgemein anerkannte Definition acceptirt auch Klaatsch, indem er (pag. 550) von Follikeln als „Anhäufung zahlreicher kleiner intensiv gefärbter Zellen" spricht. In diese Follikel erstrecken sich, bei Echidna ähnlich wie beim Meerschweinchen, Drüsen, die Klaatsch „Follikeldrüsen" nennt. Dann heisst es weiter: „Der epitheliale Bestandtheil bildet die Hauptmasse des ganzen Follikels. Der lymphoide Theil des letzteren erscheint als eine Umhüllung der Drüsenschläuche." Damit ist schon eine neue Definition von „Follikel" gegeben, jetzt ist der Follikel zusammengesetzt aus Epithel und adenoidem Gewebe. Aber nicht genug; ich citire ohne Auslassung weiter: „Nach innen von der Muscularis mucosae wird der ganze Raum zwischen dieser und den Drüsen von Lymphzellen dicht erfüllt. Mit der Durchbrechung der Muscularis mucosae erstreckt sich das lymphatische Material (d. i. das adenoide Gewebe, Ref.) in die Submucosa und bildet eine Art von äusserer Kappe um den Follikel." Da wären wir denn glücklich zu einer dritten Definition angelangt, denn wenn das lymphatische Material eine äussere Kappe bildet, was bleibt dann noch vom Follikel übrig? Nur das Epithel.

In nicht ganz 25 Zeilen bietet uns Klaatsch drei verschiedene Definitionen, und um der Verwirrung die Krone aufzusetzen, nennt er (pag. 552) die Follikeldrüsen auch noch „Peyer'sche Drüsen", ein Name, der nicht für einzelne Follikel, sondern für Follikelhaufen angewendet wird (vgl. z. B. in Kölliker's Gewebelehre (2) pag. 417).

Nicht minder unglücklich ist die vergleichend anatomische Behandlung des Echidna-Befundes. Die primitive Stellung von Echidna berechtigt doch nicht dazu, dass wir jede anatomische Eigenthümlichkeit dieses Thieres als den Ausdruck des ursprünglichen Zustandes betrachten dürfen!

Klaatsch macht auch nicht den geringsten Versuch, einen Anschluss in der Thierreihe auf- oder abwärts festzustellen und seine Hypothese von dem niederen Zustande der Knötchenhaufen bei Echidna durch irgend welche Belege zu stützen. Welche Resultate sind von einer Arbeit zu erwarten, die auf einem Boden fusst, wo längst festgestellte Begriffe durch unklare Definitionen und streng methodisch vergleichende Forschung

durch Aufstellung unbewiesener Hypothesen ersetzt werden? Auf die Widerlegung der Meinung von der Proliferation lymphatischen Materials aus dem Darmepithel verzichte ich, denn Klaatsch konnte bei dem mangelhaften Conservirungszustand seines Objectes kein positives Resultat erzielen, sondern beruft sich auf Retterer und Davidoff, denen ich schon die gebührende Berücksichtigung schenkte. Ihre Schlüsse sind ebenso verfehlt, wie jene Maurer's (16), der bei Amphibien die lymphatischen Elemente der Milz vom Entoderm ableitet. Ich bin seit Jahren mit diesbezüglichen Untersuchungen beschäftigt und kann nichts finden, das mir den Anschluss an Maurer's Auffassung ermöglichte. Doch davon an einem anderen Orte.

Es bleibt mir noch übrig, die Unterstützung, die Retterer gelegentlich seines Basler Vortrages Seitens der Zuhörer gefunden hat, zu besprechen und auf ihren Werth zu prüfen.

In der Discussion zu Retterer's Vortrag (31 pag. 39) hat Stieda seine diesem sympathische Stellung mit dem Hinweis auf Erfahrungen an der „Bursa Fabricii" der Vögel motivirt, die ähnliche Verhältnisse böte, Verhältnisse, die leider ganz in Vergessenheit gerathen seien. Letzterer Vorwurf ist, wie wir gleich sehen werden, nicht ganz berechtigt, noch weniger berechtigt aber ist der Versuch, aus dem Bau der Bursa Stützen für Retterer's Hypothese gewinnen zu wollen. Es ist durch die Untersuchungen Bornhaupt's (3), eines Schülers von Stieda, entwicklungsgeschichtlich festgestellt worden, dass das Centrum der sog. Follikel der Bursa epithelialer Natur ist. Das Epithel der Bursahöhle verdickt sich zu kleinen Knötchen, die sich vom Epithel derartig abschnüren, „dass sie Kugeln bilden, die im Stroma der Falten eingebettet liegen und nur an einem Pole mit dem Epithel zusammenhängen". Dieser Zusammenhang wird von Bornhaupt noch einmal besonders betont und die Bilder, auf welchen die Kugeln allseitig von Bindegewebe abgeschlossen zu sein scheinen, für Trugbilder erklärt: „Falsch ist demnach die allgemein verbreitete Ansicht, dass die Drüsen der Bursa Fabricii geschlossene Follikel sind" [1]).

Dieser Schilderung Bornhaupt's stimmt Stieda bei und macht „Ergänzungen", die im wichtigsten Punkte die bestimmten Angaben seines Schülers wieder verwischen. „Man sieht", sagt

1) Aus Stieda (6 pag. 305) nachcitirt.

Stieda, „— namentlich bei Hühnerembryonen über 70 mm Länge — sehr viele Follikel, welche gar keinen Zusammenhang mit dem Epitheliallager mehr zeigen. Ob in diesen Fällen durch den ungünstig gefallenen Schnitt nicht die Verbindung zwischen Epithel und Follikel getroffen ist, oder ob wirklich eine vollständige Abschnürung oder Trennung des einmal angelegten Follikelkeims stattfinde, darüber bin ich nicht zu einer endgültigen Entscheidung gekommen. Ich muss bekennen, dass ich eigentlich mehr zu letzterer Ansicht hinneige." Also gerade zum Gegentheil von dem, was Bornhaupt so ausdrücklich betonte. Es ist klar, dass die völlige Abschnürung der Follikel gut zu Retterer's Hypothese passte, der in seiner Abhandlung über die Bursa Fabricii Stieda's auch nicht vergisst und besonders bemerkt, dass bei grösseren (als 70 mm) Hühnerembryonen keine Verbindungen mit dem Epithel mehr vorkommen (8 pag. 428), die Follikel sind völlig „geschlossen" (d. h. rings von Bindegewebe vollständig umgeben). Das ist der Punkt, in dem Retterer und Stieda mit einander sympathisiren, im weiteren aber gehen beide Autoren diametral auseinander. Nach Retterer dringt bei 17—18tägigen Hühnchen Bindegewebe zwischen die Epithelzellen (p. 436); das ist der Anfang des Uebergangs der epithelialen Einstülpung in den Zustand des geschlossenen Follikels. Die weitere Beschreibung dieses letzteren lässt nicht den geringsten Zweifel übrig, dass der Follikel jetzt alle Charaktere des adenoiden Gewebes zeigt, ein engmaschiges Netz von Bindegewebe mit darin liegenden Leucocyten, die Retterer seiner schon oben referirten Anschauung gemäss als vereinzelte Epithelzellen bezeichnet; der alte Irrthum. Und Stieda sagt ausdrücklich, dass die sog. geschlossenen Follikel der Bursa Fabricii in ihrem Centrum aus Epithel und nicht aus adenoidem Gewebe bestehen; nur das den epithelialen Follikel umgebende bindegewebige Stroma bildet sich nach Stieda in adenoides Gewebe um. „In die epithelialen Follikel dringen keine Blutgefässe." Diese Follikel sind „epitheliale und keine lymphoiden Gebilde". Das gilt auch für zwei Monate alte Hühnchen und, wenn ich Stieda recht verstehe, überhaupt so lange die Bursa besteht. In diesem Punkte besteht doch zwischen Stieda und Retterer keine Uebereinstimmung?

Ich habe in jener Discussion Stieda gegenüber bemerkt,

dass die Bursa Fabricii neu bearbeitet werden müsse[1]). Uns beiden war in dem Augenblicke nicht mehr gegenwärtig[2]), dass diese Forderung schon erfüllt worden ist und zwar durch Wenckebach (11), der in einer sehr ausführlichen Untersuchung den Nachweis lieferte, dass der Bau der Bursa-Follikel auch im postembryonalen Leben im Centrum aus Epithel besteht, das durch die Membrana propria scharf von der äusseren mesoblastischen Follikelmasse getrennt ist. Die centrale epitheliale Follikelmasse von allen Follikeln bleibt bis zum Untergang des Epithels in direktem Zusammenhang mit dem Epithel, schnürt sich niemals ab. In die centrale Masse dringen keine Blutgefässe oder Bindegewebsfasern — wie dies Retterer behauptet. Ein Austausch von Elementen zwischen beiden Theilen des Follikels findet nicht statt (12).

Und wie kam Retterer zu seinen Resultaten?

Dadurch, „dass er nicht allein keine Serien von Durchschnitten machte, sondern sich ganz bediente zu alter und zu gebrechlicher Untersuchungsmethoden“[3]). Auch im Uebrigen bemerkt Wenckebach, dass Schrägschnitte die Ursache der unrichtigen Resultate Retterer's seien. Das ist genau dasselbe, was ich selbst schon früher Retterer zum Vorwurf gemacht habe (17 pag. 15 und 16).

Retterer bleibt zwar Wenckebach die Antwort nicht

---

1) Zu meinem lebhaften Bedauern scheine ich mit dieser Bemerkung Anstoss erregt zu haben; als ob die Forderung zu erneuter Untersuchung eines vor Decennien mit ungenügenden Mitteln studierten Objectes ein Misstrauen gegen den damaligen Autor in sich schlösse! Und ungenügend — nach unseren jetzigen Begriffen — waren die Mittel, mit denen damals Stieda arbeitete. Ich brauche in dieser Beziehung nur auf Wenckebach zu verweisen, der pag. 93 (75 des Sep.-Abz.) sagt: „Hätte er (Stieda) Serien von Durchschnitten studieren können, sonder Zweifel würde diesem kundigen Untersucher nicht entgangen sein, dass wirklich alle Follikel mit dem Epithelium bleiben zusammenhängen.“ Gerade über diesen Punkt waren Bornhaupt und Retterer verschiedener Meinung, Stieda stand zweifelnd in der Mitte, die Bursa musste also noch einmal bearbeitet werden.

2) Stieda hat mit Wenckebach darüber correspondirt (11 pag. 37 resp. 19) und ich habe Wenckebach schon in einer früheren Abhandlung (17 pag. 16) citirt.

3) Ich citire in wörtlicher Uebersetzung Wenckebach (11 pag. 94 resp. 76).

schuldig, d. h. er fährt fort, die Genauigkeit seiner Beobachtungen zu bestätigen: „Bei der erwachsenen Taube und bei der Trottellumme (Uria troile) ist die ganze Parthie der geschlossenen Follikel der Bursa versehen mit einem Bindegewebsnetz, dessen Knotenpunkte von sternförmigen Zellen eingenommen sind". (25 pag. 139.) Das widerspricht aber wieder den Resultaten Wenckebach's, der auch bei der erwachsenen Taube eine deutliche Grenzlinie zwischen centraler und peripherischer Follikelmasse constatirt (pag. 87). Von Bindegewebe innerhalb der centralen Masse ist nicht die Rede. — Nach all dem wird die Bursa Fabricii kaum mehr als eine starke Stütze der Auffassung Retterer's gelten können.

Die zweite Unterstützung hat Retterer durch von Kupffer erfahren, dessen Untersuchungen über die Entwicklung von Milz und Pankreas bei Acipenser dasselbe ergeben, wie die Darstellungen Retterer's über die Entwicklung der Lymphknoten in den Mandeln und dem Darme. Dass diese Darstellungen falsch sind, darüber wird hoffentlich derjenige, der Vorstehendes gelesen hat, keinen Zweifel mehr haben. Könnte man nicht jetzt umgekehrt fragen, ob bei den Untersuchungen über Milz und Pankreas nicht etwa ähnliche Fehlerquellen bestehen, wie ich sie bei Retterer nachgewiesen habe. Noch fehlen Nachuntersuchungen bei Acipenser; die Erfahrungen aber, die ich bei der Entwicklung der gleichen Organe von Amphibien gesammelt und zum Theil publicirt habe (36), sprechen durchaus nicht zu Gunsten der Auffassung von Kupffer's.

Die Milzfrage ist noch sehr dunkel und durchaus ungeeignet, als Stütze für andere Streitobjecte verwendet zu werden.

Die Bemerkungen von His können nicht direkt als Unterstützung Retterer's angesehen werden. His ist im Gegentheil der Meinung, dass sich Epithelzellen nicht in lymphoide Zellen umbilden können, aber er sucht doch etwas von den Angaben Retterer's am Leben zu erhalten, indem er sagt, der Schwerpunkt der Arbeit Retterer's liege in dem Nachweise, „dass die Bildung der Tonsillen und der Peyer'schen Platten durch epitheliale Sprossen eingeleitet wird". His steht hier auf gleichem Boden mit Gulland (18), der das adenoide Gewebe überall durch den Reiz, den einwachsende Epithelfalten ausüben, gebildet werden lässt, eine Auffassung, gegen die ich mich schon

früher gewendet habe (17). Der „Nachweis“ ist nicht erbracht, eine ganze Reihe von Beobachtungen — ich verweise hier nicht nur auf meine Publikationen über die Entwicklung der Mandeln, der Zungenbälge (17), der Darmlymphknötchen (15), sondern auch auf das, was in dieser Arbeit steht — zeigen auf das Deutlichste, dass die ersten Leucocyten im Bindegewebe an Stellen auftreten können, die einem mechanischen Einflusse, einem Reiz, den wachsende Epithelfalten oder -Sprossen ausüben könnten, völlig entrückt sind, man beachte nur die Figuren 1, 2, 3, 4, 5, 9, 10, 17 vorliegender Arbeit, keine einzige derselben gibt den geringsten Anhaltspunkt zur Aufstellung eines solchen allgemeinen Principes. Ich kann auch diesem letzten Rest der Retterer-schen Arbeit keine Lebensfähigkeit zuerkennen.

Was endlich Nussbaum (31 pag. 41) in der Discussion gesagt hat, kann für die in Rede stehende Frage nicht wohl verwerthet werden, denn darüber sind wohl die Autoren einig, dass die in der Amphibienleber vorkommenden eigenthümlichen Complexe von Zellen mit den Epithelzellen, also mit den Leberzellen, in keiner genetischen Beziehung stehen[1]). Nussbaum ist ja, trotzdem, dass er von Mischformen von adenoiden[2]) und epithelialen Drüsen spricht, offenbar nicht der Meinung, dass Epithelzellen sich in Lymphzellen umwandeln. Dass es nicht statthaft ist, die Teleostierniere als eine Mischform zu bezeichnen, geht aus der neuen Arbeit von Felix (43) hervor. Der Nachweis, dass die erste Anlage aller Drüsen aus einem epithelialen und einem adenoiden Antheil bestehe, dürfte übrigens Nussbaum nicht leicht werden.

1) Vergl. in dieser Beziehung die Arbeit von Braus (40), welche die einschlägige Literatur enthält.

2) Es scheint mir fast nothwendig, neueren Autoren gegenüber den Begriff des adenoiden Gewebes zu präcisiren. Wenn Hoehl (42) die Gitterfasern der erwachsenen Leber dem adenoiden Gewebe zurechnet, vergisst er, dass zum Begriff des adenoiden Gewebes nicht nur das Netz, sondern auch die Leucocyten gehören. His (1), der den Namen „adenoides Gewebe“ eingeführt hat, sagt (pag. 436) ganz deutlich: „Es besteht aus einem mehr oder minder dichten Netze feiner Bindegewebsbalken oder verzweigter Zellen, die an die Blutgefässe sich anschliessend ein Gerüst bilden, in dessen Maschen lymphkörperchenartige Zellen liegen (vergl. ferner auch ebenda pag. 423). Auch Kölliker (14) definirt in gleicher Weise den Begriff des adenoiden Gewebes (pag. 106).

Ich bin zu Ende; der Leser möge verzeihen, wenn ich hier und da zu ausführlich geworden bin, allein es schien mir wirklich nothwendig, der Irrlehre, welche Leucocyten vom Epithel der Grenzblätter, speciell des Entoderms ableitet, bis in die letzten Schlupfwinkel nachzugehen und ihre Unhaltbarkeit zu beweisen. Hoffentlich ist es mir gelungen zu zeigen, wie die Grundlagen beschaffen sind, auf denen diese Lehre ruht. Ihre faktischen Belege, die Präparate, sind theilweise das Product mangelhafter Technik, theilweise aber sind sie auch der Unfähigkeit entsprungen, den Gefahren, welche die moderne Technik mit sich bringt, aus dem Wege zu gehen. Das heutige Mikrotom zerlegt ein Object, das früher mit Kalilauge, Essigsäure etc. befeuchtet ganz unter das Mikroskop gebracht wurde, in hundert und mehr feinste Schnitte, deren jeder einzelne — in unzähligen Fällen — an sich unverständlich ist, wenn wir nicht die Nachbarschnitte zum Vergleich heranziehen, wenn wir nicht reconstruiren. Gerade diese Reconstruction, sei sie nun im Geiste, oder durch Zeichnungen, oder durch Modelle ausgeführt, ist unerlässlich, wenn wir nicht in schwere Irrthümer verfallen wollen. Die Feinheit der Schnitte bringt es mit sich, dass in jeder Schnittserie zahllose Schräg- und Tangentialschnitte vorkommen — es ist das ganz unvermeidlich — zahllose Trugbilder werden damit geschaffen und bieten dann willkommene Grundlagen für vorgefasste Meinungen. Es sind nicht wenige, sondern leider sehr viele Arbeiten, die an dieser modernen Mikrotom-Krankheit laboriren.

Und nun die theoretische Seite der Lehre von der Abstammung der Leucocyten aus dem Entoderm. Wie oft hört und liest man, dass theoretisch nichts gegen eine derartige Abkunft einzuwenden sei. Ich zweifle doch, ob wir berechtigt sind, so ohne weiteres die Leucocyten aus dem Entoderm abzuleiten, nur weil wir wissen, dass bei Wirbellosen sich Mesenchymkeime aus dem Entoderm (und aus dem Ektoderm) ablösen. Was bei den Wirbellosen noch möglich ist, kann im Verlaufe der Stammesentwicklung längst verloren gegangen sein und bei den Wirbelthieren gar nicht mehr vorkommen; zudem ist wohl zu bedenken, dass diese Vorgänge in den ersten ontogenetischen Stadien sich abspielen; in späteren Stadien, in denen mit der Ausbildung der Körperform, auch eine Differenzirung in den Elementen der Keimblätter Platz gegriffen hat, ist auch die Production solcher Keime

auf bestimmte Bezirke beschränkt. Die schönen Arbeiten Barfurth's über die Regenerationsvorgänge lehren uns aufs Deutlichste, dass die Fähigkeit der Wiederbildung verloren gegangener Körpertheile um so geringer ist, auf je höherer Stufe das Geschöpf in phylogenetischer wie ontogenetischer Beziehung steht. Je weiter die histologische Differenzirung phylogenetisch wie ontogenetisch vorgeschritten ist, in je festere Formen die Elemente geprägt sind, um so weniger besitzen sie die Fähigkeit, Elemente zu erzeugen, die anders beschaffen sind als sie selbst. Wer für die Entstehung der Leucocyten aus Zellen des Darmepithels eines Säugers plaidirt, nur weil bei der jungen Larve eines Echinoderms Zellen aus dem Entoderm auswandern, der spannt weite Brücken ohne Pfeiler, Brücken, die zusammenbrechen in dem Augenblick, da wir ihre Tragfähigkeit erproben wollen.

Setzen wir an Stelle solcher verfehlter theoretischer Speculationen das, was Untersuchungen an Thatsächlichem geliefert haben. Die Darmleucocyten des Menschen und der daraufhin untersuchten Säugethiere entstehen nicht aus dem Darmepithel, sondern im Bindegewebe der Schleimhaut, so viel ist sicher. Ebenso sicher ist, dass ihr erstes Auftreten dort an die Blutgefässe geknüpft ist, unsicher aber, ob sie aus dem cirkulirenden Blute kommen; meine Beobachtungen an der Zungenwurzel (17) sprechen sehr dafür; aber selbst mit dem Nachweis, dass die Leucocyten der sehr spät sich entwickelten Zungenbälge aus den Blutgefässen kommen, ist doch nicht bewiesen, dass die überhaupt zuerst im Körper erscheinenden Leucocyten in den Blutgefässen entstehen. Meine Präparate sind, da sie nur Schnitte von Körpertheilen sind, zu einer Lösung dieser überaus schwierigen Frage nicht geeignet. Was ich bis jetzt da gesehen, spricht durchaus nicht gegen die Darstellung, die Saxer (41) in einer vortrefflichen Arbeit entwickelt, nämlich, dass die Leucocyten aus einer rothen und farblosen Blutkörperchen gemeinsamen Stammform hervorgehen, — „primäre Wanderzellen" nennt sie Saxer —, die, ganz verschieden von den Elementen des Bindegewebes, wahrscheinlich Abkömmlinge einer gemeinsamen Blut- und Gefässanlage sind.

Zürich, Pfingsten 1897.

Literatur-Verzeichniss.

1. 1862. His, Untersuchungen über den Bau der Peyer'schen Drüsen und der Darmschleimhaut. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 11.
2. 1867. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 5. Auflage. Leipzig.
3. 1867. Bornhaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Diss. Dorpat.
4. 1877. Brand, Beiträge zur Entwicklung der Magen- und Darm-Wand. Verhandlung der phys.-med. Gesellschaft, N. F. Bd. XI. Würzburg.
5. 1879. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig.
6. 1880. Stieda, Ueber den Bau und die Entwicklung der Bursa Fabricii. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 34.
7. 1883. Patzelt, Ueber die Entwicklung der Dickdarmschleimhaut. Wiener Sitzber. Bd. 86. Heft III. Abth. 3.
8. 1885. Retterer, Contribution à l'étude du cloaque et de la bourse de Fabricius chez les oiseaux. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Robin-Pouchet.
9. 1887. v. Davidoff, Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 29.
10. 1888. Retterer, Origine et évolution des amygdales chez les mammifères. Journ. de l'anat. et de la physiol. (Robin-Pouchet.) 24. Jahrg.
11. 1888. Wenckebach, De ontwikkeling en de Bouw der Bursa Fabricii. Proefschrift. Leyden.
12. 1888. Derselbe, Entwicklung u. Bau der Bursa Fabricii. (Deutscher Auszug des Autors von Nr. 11.)
13. 1889. Ruge, Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XV.
14. 1889. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Leipzig.
15. 1889. Stöhr, Ueber die Entwicklung der Lymphknötchen des Darmes. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 33.
16. 1890. Maurer, Ueber die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphatischen Elementen bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVI.
17. 1891. Stöhr, Die Entwicklung des adenoiden Gewebes der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift. Zürich. Albert Müller's Verlag.
18. 1891. Gulland, The Development of adenoid Tissue, with special reference to the Tonsil and Thymus. III. Vol. of Laboratory Reports issued by the Royal College of Physicians. Edinburgh.

19. 1891. Rüdinger, Ueber die Umbildung der Lieberkühn'schen Drüsen durch Solitärfollikel im Wurmfortsatz des Menschen. Sitzber. der math.-phys. Klasse der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München. Bd. XXI.
20. 1892. Retterer, Origine et développment des Plaques de Peyer chez le lapin et le cobaye. Comptes rendus hebd. des séances de la société de biologie. 9. Ser. T. III.
21. 1892. Derselbe, Du tissu angiothelial des amygdales et des plaques de Peyer. Mem. de la Soc. de Biologie. Paris.
22. 1892. Derselbe, Origine et développement des plaques de Peyer chez les Ruminants et les Solipèdes. Compt. rend. de la société de Biologie. Paris.
23. 1892. v. Kupffer, Ueber die Entwicklung von Milz und Pankreas. Münchener Med. Abhandl. 36. Heft (VII. Reihe, 4. Heft).
24. 1893. Ribbert, Beiträge zur normalen und pathologischen Anat. des Wurmfortsatzes. Virchow's Archiv Bd. 132.
25. 1893. Retterer, Sur la part, que prend l'epithélium à la formation de la bourse de Fabricius, des Amygdales et des Plaques de Peyer. Journal de l'anatomie et de la physiologie (Pouchet-Duval). 29. Année.
26. 1893. Czermak, Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Funktion der Lymphknötchen der Darmwand. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42.
27. 1893. Tomarkin, Lieberkühn'sche Krypten u. ihre Beziehungen zu den Follikeln beim Meerschweinchen. Anat. Anz.
28. 1893. Klaatsch, Ueber die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques. Morph. Jahrb. Bd. 19.
29. 1893. Goronowitsch, Weiteres über die ektodermalen Entstehung von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. 20.
30. 1894. Rabl, Ueber die Herkunft des Skelets. Verhandl. der anat. Gesellsch. in Strassburg.
31. 1895. Retterer, Sur l'origine des follicules clos du tube digestif. Verhandl. der anat. Gesellschaft in Basel.
32. 1895. Küchenmeister, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Darmlymphknötchen. Dissert. Rostock.
33. 1895. Klaatsch, Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Verhandl. der anat. Gesellschaft in Basel.
34. 1895. v. Kupffer, Ueber die Entwicklung des Kiemenskelets von Ammocoetes und die organogene Bestimmung des Ectoderms.
35. 1895. Field, Bemerkungen über die Entwicklung des Wirbels bei den Amphibien etc. Morph. Jahrb. Bd. 22.
36. 1895. Stöhr, Ueber die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temporaria. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 23.

37. 1895. Rüdinger, Ueber Leucocyten-Wanderung in den Schleimhäuten des Darmkanales. Sitzber. d. math.-physik. Klasse der k. b. Akademie d. Wissensch. zu München. Bd. 25.
38. 1896. Spuler, Beiträge zur Histiologie und Histiogenese der Binde- und Stütz-Substanz. Merkel-Bonnet's anatomische Hefte. Hft. 21.
39. 1896. Bergfeldt, Chordascheiden und Hypochorda bei Alytes obstetricans. Ebenda. Heft 21.
40. 1896. Braus, Untersuchungen zur vergleichenden Histologie der Leber der Wirbelthiere. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. Jena.
41. 1896. Saxer, Ueber die Entwicklung und den Bau der normalen Lymphdrüsen und die Entstehung der rothen und weissen Blutkörperchen. Merkel-Bonnet's anatom. Hefte. 19. Heft.
42. 1897. Hoehl, Zur Histologie des adenoiden Gewebes. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth.
43. 1897. Felix, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Salmoniden. Merkel-Bonnet's anatom. Hefte. 25. Heft.
44. 1897. Franz, Ueber die Entwicklung von Hypochorda und Ligam. long. ventrale bei Teleostiern. Morphol. Jahrb. Bd. 25.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—IV.

Sämmtliche Figuren sind mit dem neuen Zeichenapparat von Abbé gezeichnet, bei den stärkeren Vergrösserungen ist jede Zellgrenze, jeder Kern unter dem Apparat nachgezeichnet worden.

Fig. 1. Aus einem Längsschnitt durch das Colon eines 8 cm langen Meerschweinchenfoetus $^{420}/_{1}$. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 7,5 μ. Erklärung s. Text pag. 14.

Fig. 2. Stück eines Querschnittes des Colon desselben Thieres $^{150}/_{1}$. × Blutgefäss in der Zottenaxe. Fixation und Schnittdicke wie bei Fig. 1. Erklärung s. Text pag. 15.

Fig. 3. Stück eines Querschnittes des Colon desselben Thieres $^{150}/_{1}$. Fixation und Schnittdicke wie bei Fig. 1. Erklärung siehe Text pag. 15.

Fig. 4. Senkrechter Längsschnitt des Colon eines 9,5 cm langen Meerschweinchenfoetus $^{90}/_{1}$. Fixation in Acid. nitr. Schnittdicke 7,5 μ. Erklärung s. Text pag. 16.

Fig. 5. Die in Fig. 4 bezeichnete Stelle bei starker Vergrösserung $^{420}/_{1}$. Erklärung s. Text pag. 16.

Fig. 6. Senkrechter Schnitt durch das Colon eines 10 cm langen Meerschweinchenfoetus $^{90}/_{1}$. Die Muscularis mucosae ist quer und schräg zur Längsaxe ihrer Elemente durchschnitten. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 10 μ. Text pag. 17.

Fig. 7 A u. B. Senkrechte Längsschnitte durch Darmdrüsen ebendaher $^{570}/_{1}$. Gleiche Fixation wie 6. Schnittdicke 7,5 μ.

C. Schematischer Querschnitt der Drüse B, um die Stellung der Mitose zu erläutern, die Linie a—b deutet die Schnittrichtung an, in der die Drüse B in der Gegend der Mitose getroffen ist. Text pag. 18.

Fig. 8. Senkrechter Schnitt durch die Knötchenanlage des 10 cm langen Meerschweinchenfoetus $^{420}/_{1}$. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 10 μ. Text pag. 18.

Fig. 9. Senkrechter Längsschnitt durch das Colon eines 9,5 cm langen Meerschweinchenfoetus; (nahe der „Tonsilla colica") $^{90}/_{1}$. Fixation in Acid. nitr. Schnittdicke 10 μ. Erklärung siehe Text pag. 20.

Fig. 10. Ebendaher $^{150}/_{1}$. Schnittdicke 7,5 μ. Text pag. 20.

Fig. 11. Senkrechter Längsschnitt durch die „Tonsilla colica" eines 9 cm langen Meerschweinchenfoetus $^{90}/_{1}$. Fixation in Acid. nitr. Schnittdicke 10 μ. Text pag. 21.

Fig. 12. Senkrechter Längsschnitt durch den Seitenrand der Tonsilla colica eines 4 Tage alten Meerschweinchens $^{150}/_{1}$. Fixation in Flemming's Chromosmiumessigsäure. Schnittdicke 7,5 μ, Text pag. 24.

Fig. 13. Senkrechter Längsschnitt durch die Tonsilla colica eines 4 Tage alten Meerschweinchens $^{40}/_{1}$. (Aus derselben Serie wie Fig. 12.) Text pag. 25.

Fig. 14. Senkrechter Querschnitt durch die Tonsilla colica eines 3wöchentlichen Meerschweinchens $^{40}/_{1}$. Fixation in Flemming's Chromosmiumessigsäure. Schnittdicke 7,5 μ. Text pag. 25.

Fig. 15. Senkrechter Querschnitt durch einen Knötchenhaufen des Dünndarmes eines 3wöchentlichen Meerschweinchens $^{40}/_{1}$. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 10 μ. Text pag. 26.

Man vergleiche die durch die Knötchen veränderte Gestalt der submucösen Drüsen mit jener der Fig. 13.

Fig. 16. Querschnitt durch die Mitte des Processus vermiformis eines menschlichen Foetus von 14 cm Scheitelsteisslänge $^{90}/_{1}$. Fixation in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 7,5 μ. Text pag. 31.

Man beachte die verschiedene Dicke und Länge der Darmdrüsen.

Fig. 17. Ebendaher. $^{220}/_{1}$. Text pag. 28.

Fig. 18. Die Leucocytengruppe der Figur 17. $^{1100}/_{1}$.

Fig. 19. Querschnitt des Wurmfortsatzes eines menschlichen Foetus vom 5. Monat $^{90}/_{1}$. Fixirt in Müller'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 7,5 μ. Es ist nur die Schleimhaut gezeichnet. *z* Tangentialschnitte von Drüsen, die in das Darmlumen münden, *a* Schnitte von abgeschnürten Drüsen. Text pag. 29 u. 31.

Fig. 20. Ebendaher. Geschlossene Drüse in ihrer grössten Länge durchschnitten $^{220}/_{1}$. Text pag. 32.

Fig. 21. Ebendaher. Sich rückbildende Drüse $^{420}/_{1}$. Text pag. 33.
Fig. 22. Ebendaher. Noch weiter rückgebildete Drüse mit abgeplattetem, zu Grunde gehendem Epithel $^{420}/_{1}$. Text pag. 33.
Fig. 23. Stück eines Querschnittes des Wurmfortsatzes eines menschlichen Foetus vom 6. Monat $^{220}/_{1}$. Frühgeburt, eine halbe Stunde nach dem Tode fixirt in Zenker'scher Flüssigkeit. Schnittdicke 7,5 μ. Text pag. 30.
Fig. 24. Aus einem Durchschnitt des submucösen Abschnittes eines Lymphknötchens vom Blinddarm eines erwachsenen Kaninchens $^{220}/_{1}$. Fixirt in 3% Salpetersäure. Text pag. 38.

Zur Entwicklung der Hypophyse bei Säugern.

Von

Dr. Hans Salzer,

gew. II. Assistent am anatomischen Institute der deutschen Universität in Prag.

Hierzu Tafel V.

Im Folgenden will ich kurz über die Ergebnisse berichten, welche mir eine Untersuchung der Hypophysenentwicklung bei Säugerembryonen geliefert hat. Ich habe vor allem Schweineembryonen, welche im hiesigen Schlachthause leicht zu beschaffen waren, untersucht und habe die an diesen erhaltenen Resultate an Meerschweinchenembryonen controllirt, um so wenigstens einigermaassen das vereinzelt Vorkommende von dem allgemein Gültigen scheiden zu können.

So gross die Literatur über den Ursprung und die erste Entwicklung der Hypophyse ist, so spärlich sind die Angaben über deren weitere Schicksale; namentlich fehlt es fast ganz an genaueren Angaben über die allmähliche Ausgestaltung des Organes an einer bestimmten, der Untersuchung zu Grunde gelegten Form; vielmehr beschränkt sich fast alles, was wir über die Weiterbildung der ersten Anlage wissen, auf die Beschreibung vereinzelter Stadien zum Theil sehr differenter

Thierformen. Es kommt hier in erster Linie die Arbeit W. Müller's[1]) in Betracht, dessen Untersuchungen, soweit sie sich auf Säugethiere beziehen, am Schwein, Schaf, Kaninchen und Menschen angestellt wurden. Die Resultate, zu denen Müller gelangte, werden an geeigneter Stelle Berücksichtigung finden, ebenso die Arbeiten von v. Mihalkovics[2]) und Kraushaar[3]), von denen Ersterer Kaninchenembryonen bis zu 4 cm Länge, Letzterer Nagethierembryonen, und zwar cavia cobaya, mus decumanus, mus silvaticus und mus musculus untersuchte.

Das jüngste von mir untersuchte Stadium[4]) betrifft einen Schweineembryo von 6,5 mm Nacken-Steisslänge. Die Hypophyse stellt hier einen von vorn nach hinten plattgedrückten Blindsack dar, der mit der Mundhöhle in weiter Communication steht. Das Ende dieses Blindsackes ist etwas nach vorn gekrümmt, so dass dadurch sowohl vordere als auch hintere Wand nach vorne zu leicht concav werden. Die vordere Wand der Hypophysenanlage liegt in der Mittellinie direct dem Boden des Zwischenhirnes an, während nach beiden Seiten hin Bindegewebe sich zwischen beide einschiebt. Das Epithel der Hypophysenanlage ist ein einschichtig-cylindrisches, welches ohne scharfe Grenze in das cubische Epithel der Mundhöhle übergeht. Gegen das Ende des Hypophysensäckchens wird das Epithel etwas niedriger; besonders ist dies an der vorderen Wand auffallend. Bei 9 mm langen Embryonen kann man schon von einem Hypophysengang nach v. Mihalkovics sprechen, da sich die Hypophyse in einiger Entfernung von der Mundhöhle erweitert, während das Verbindungsstück zwischen diesem erweiterten Theile und der Mundhöhle sein früheres Lumen bewahrt. Das Epithel des Hypophysenganges geht unmerklich in das cubische Epithel der Mundhöhle über; nirgends

1) Müller, W., Ueber die Entwicklung und Bau der Hypophyse und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr. 6. Bd. 1871.

2) v. Mihalkovics, Victor, Wirbelsäule und Hirnanhang. Arch. f. mikr. Anat. 11. Bd. 1875.

3) Kraushaar, Rich. Dr., Die Entwicklung der Hypophyse und Epiphyse bei Nagethieren. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 41. Bd.

4) Die in Sublimat-Platinchlorid fixirten Objecte wurden in steigendem Alkohol gehärtet. War Entkalkung nöthig, so wurde entweder 4%ige Salzsäure oder Salpetersäure-Phloroglucin dazu verwendet. Gefärbt wurde mit Cochenille-Alaun. Nach der Einbettung in Paraffin wurden Sagittal- und Horizontalschnittserien angelegt.

konnte ich eine scharfe Grenze zwischen beiden finden, wie es Kraushaar (l. c.) bei 6,5 mm langen Mäuseembryonen beschreibt. Die Abflachung des Cylinderepithels der vorderen Wand gegen das obere Ende hin ist ganz besonders auffallend. Obwohl ein Infundibularfortsatz hier noch nicht vorhanden ist, so kann man auf Horizontalschnitten schon erkennen, wie das Infundibulum gegen das oberste Ende der vorderen Hypophysenwand andrängt, so dass das Hypophysensäckchen beiderseits einen kurzen Fortsatz nach vorn zu entsenden scheint. Der Infundibularfortsatz selbst tritt bei 14 mm langen Embryonen auf. Die Hypophysenanlage hat sich vollständig von der Mundhöhle abgeschnürt und hängt nur noch mit einem soliden Fortsatz — dem obliterirten Hypophysengang — mit dem Epithel derselben zusammen. Das Epithel des Hypophysensäckchens ist ein geschichtet-cylindrisches und allseitig gleich hoch. Es liegt nur mehr in der Mittellinie dem Hirnepithel direct auf, sonst hat sich überall zwischen beide Epithelien Bindegewebe eingeschoben. Der Infundibularfortsatz legt sich, dem Hypophysensäckchen eng angeschlossen, um das obere Ende desselben herum und zieht an der hinteren Wand bis ungefähr zur Mitte der Hypophysenanlage herab. Nirgends findet sich zwischen Infundibularfortsatz und Hypophysensäckchen Bindegewebe. Der Infundibularfortsatz drückt das Säckchen am oberen Ende und an der hinteren Wand etwas ein, so dass das Lumen des Säckchens, da der Infundibularfortsatz nur halb so breit ist wie dieses, auf einem Horizontalschnitt in der Mitte nach vorne convex, zu beiden Seiten hingegen nach vorn concav ist, dies natürlich nur soweit, als der Infundibularfortsatz reicht; weiter gegen die Mundhöhle zu gleicht sich das Lumen wieder aus, um schliesslich trichterförmig in dem noch vorhandenen, soliden Hypophysengang zu verschwinden.

Bei der weiteren Entwicklung tritt die Bildung der sogenannten Hypophysenschläuche auf. Während Müller (l. c.) sagt, dass bei einem Schweinsembryo von 2,4 cm Länge die Hypophyse durch Hereinwachsen von aus spindelförmigen Zellen bestehenden Bindegewebszügen in eine Anzahl von Hohlräumen zerlegt werde, die noch untereinander communiciren, ferner, nach demselben Autor, die Hypophyse eines 4 cm langen Schafsembryos aus gewundenen, manchmal anastomosirenden, meist soliden Schläuchen besteht, beschreibt von Mihalkovics (l. c.) beim Kaninchen-

embryo von 2 cm Länge einen vom unteren Ende des Hypophysensäckchens entstandenen, nach vorn in das umliegende Bindegewebe wachsenden soliden Fortsatz, welcher Fortsatz auch von Kraushaar (l. c.) bei der Maus gefunden wurde; durch gefässführendes Bindegewebe werden dann die einzelnen Schläuche abgeschnürt. Ich habe dieser Frage meine besondere Aufmerksamkeit zugewendet und Embryonen, welche die Länge von 1,7, 1,9, 2,1 2,4 und 2,9 cm hatten, in Sagittal- und Horizontalschnittserien zerlegt. Die Hypophyse des 1,9 cm langen Embryo wurde dann mittelst Wachsplatten modellirt. Fig. 1 auf Tafel V giebt ein Bild der rechten Hälfte des so gewonnenen Modells. Auf der Sagittalschnittserie sieht man auf den ersten Schnitten, welche die Hypophyse treffen, dass diese nicht mehr wie früher (auf Schnitten gleicher Art) eine ovale Form hat, sondern dass bei unveränderter hinterer Wand die vordere Wand durch streckenweise Verdickung des Epithels drei nach vorn gerichtete Wülste bildet, welche durch querverlaufende Rinnen von einander geschieden sind. Taf. V, Fig. 1 *W*. Mehr gegen die Mitte zu verschwinden diese Wülste, so dass die vordere Wand hier wieder ihr altes Aussehen gewinnt. Dagegen tritt am unteren Hypophysenende, welches sich etwas nach vorn gebogen hat, so dass es mit der Längsaxe der Hypophyse einen nach vorn offenen, stumpfen Winkel bildet, — siehe Fig. 2 Taf. V — eine Epithelverdickung auf, welche gegen die Mittellinie an Höhe immer mehr zunimmt, so dass sie daselbst eine recht ansehnliche Höhe erreicht (Fig. 1 und 2 *s. F.*). Diese Epithelverdickung entspricht dem von Mihalkovics und Kraushaar beschriebenen soliden Fortsatz. Gegen die vordere Wand des Hypophysensäckchens ist dieser Fortsatz durch eine Rinne geschieden, in deren Tiefe querverlaufende, kleine Gefässe (Fig. 2 *G*) liegen, so dass es fast den Anschein gewinnt, als ob durch diese das Wachsthum an diesen Stellen zurückgehalten wurde, wodurch eben die Rinne entstanden wäre, ein Gedanke, der schon von den früher genannten Autoren ausgesprochen wurde. Von der Mitte dieses soliden Fortsatzes aus löst sich eine in frontaler Richtung gestellte Platte (Fig. 1 und 2 *P*) ab, welche in der Ansicht von vorn fast kreisrund ist und ungefähr ein Drittel der Breite des ganzen Hypophysendurchmessers hat. Diese Platte besteht fast überall aus einer doppelten Lage von polygonalen Zellen, welche Lagen manchmal auseinanderweichen,

so dass ein Lumen gebildet wird, ohne dass jedoch dieses Lumen durch die ganze Breite der Platte verfolgbar wäre. Der solide Fortsatz selbst ist in den mittleren Partien durch eine querverlaufende, seichte Furche in einen oberen und einen unteren Abschnitt getheilt (siehe Fig. 2). Am unteren Ende der hinteren Hypophysenwand ist ebenfalls eine querverlaufende Rinne vorhanden (Fig. 2 G_1), in welcher auch Gefässlumina nachweisbar sind; ober- und unterhalb dieser Rinne ist das Epithel der hinteren Wand etwas verdickt. Das Lumen des Hypophysensäckchens weist nirgends einen in eine solche Verdickung einspringenden Winkel auf, bis auf eine leichte, winkelige Vertiefung, welche gegen den soliden Fortsatz gerichtet ist. Nachdem man aber sowohl an manchen Stellen der früher erwähnten Platte als auch an einigen distal gelegenen Stellen des soliden Fortsatzes kleine Lumina erkennen kann, so kann davon keine Rede sein, dass das erste Auftreten der Hypophysenschläuche dadurch zu Stande kommt, dass die Wände des Hypophysensäckchens ausgestülpt werden, vielmehr ist die erste Anlage der Schläuche eine solide und die Höhlenbildung in ihnen geht unabhängig vom Hauptlumen vor sich. Aufmerksam möchte ich noch auf die an beiden Seiten der Hypophyse aufgetretenen, quer verlaufenden Wülste (Fig. 1 *W*) machen, da durch sie Bilder erklärt werden, welche auf Sagittalschnittserien durch gewisse Entwicklungsstadien zu sehen sind. So sieht man in Sagittalschnittserien durch 2,5—6,7 cm lange Schweineembryonen auf den ersten Schnitten, welche die Hypophyse treffen, immer parallel gestellte, von der vorderen Wand abgehende Schläuche, welche eine ziemliche Breitenausdehnung haben. Im Laufe der weiteren Entwicklung werden diese breiten Schläuche erst in ausgebildete Hypophysenschläuche getheilt; diese sind aus den früher erwähnten Wülsten hervorgegangen. Das Hypophysensäckchen ist allseits von Bindegewebe eingeschlossen, bis auf die Mitte der hinteren Wand, wo der Infundibularfortsatz der Hypophyse direct aufliegt. Der Fortsatz selbst hat die Form eines von vorn nach hinten plattgedrückten Sackes; das Hypophysensäckchen wird durch ihn von oben und hinten eingedrückt, so dass er in eine Delle der hinteren Wand zu liegen kommt.

In der Folge geht nun die Bildung von Hypophysenschläuchen rasch vor sich, indem der solide Fortsatz durch blutgefässführendes Bindegewebe zerlegt wird. Auch die früher beschriebene

Platte (Fig. 1 *P*) ist durch ein in ihrer Mitte andrängendes Gefäss in zwei Theile zerfallen, einen oberen und einen unteren, welch' letzterer einen schmalen Fortsatz tief in die Sattelgrube entsendet. In fast allen durch die Schlauchbildung entstandenen Winkeln kann man Gefässe nachweisen. Die Querwülste treten stärker hervor und überdies lassen sich an der ganzen vorderen Wand über dem soliden Fortsatz Epithelverdickungen nachweisen. In einigen bereits gebildeten Schläuchen ist ein deutliches Lumen vorhanden, welches sich jedoch meist nur durch 2—3 Schnitte verfolgen lässt. Der Infundibularfortsatz wird vollständig durch Bindegewebe von dem drüsigen Antheile abgegrenzt, sein Ende zeigt eine leichte kolbige Verdickung, in welcher auch die bis hierher reichende Höhle etwas erweitert ist.

Durch die mächtige Ausbildung des drüsigen Antheiles der Hypophyse umgibt dieser jetzt den Infundibularfortsatz hufeisenförmig, die vordere und hintere Wand des Säckchens werden in ihrem mittleren Drittel durch den Fortsatz nach vorn gedrängt (siehe Fig. 5). Die dadurch zu beiden Seiten entstandenen Vertiefungen werden vollständig durch Schläuche ausgefüllt. Die aus dem soliden Fortsatz und der vorderen Wand hervorgegangenen Drüsenschläuche entsenden nach vorne hin gegen das Chiasma einen aus Drüsensubstanz bestehenden Fortsatz (Fig. 3 *c. F.*), während nach abwärts in die Sattelgrube ein schmaler, nur aus einer Platte bestehender Fortsatz verfolgbar ist (Fig. 3 *P. F.*). Oft kann man sehen, wie einzelne Schläuche mit einander in Verbindung treten, eine Thatsache, welche aus der Entwicklung aus gemeinsamen, soliden Zellfortsätzen, die später in die einzelnen Schläuche zerlegt werden, eine Erklärung findet. In den meisten Schläuchen lassen sich jetzt — es handelt sich um einen 2,5 cm langen Embryo — Lumina nachweisen (Fig. 3 *H. S.*), die in den aus dem soliden Fortsatz hervorgegangenen ganz besonders schön ausgebildet sind. An einigen Stellen ist auch eine Verbindung dieser Drüsenlumina mit dem ursprünglichen Hypophysenlumen entstanden (Fig. 3 *V. G.*). Die bemerkenswertheste Veränderung ist an dem Epithel des ursprünglichen Hypophysensäckchens vor sich gegangen. Während die vordere Wand nach wie vor von Cylinderepithel gebildet wird, hat sich dieses an der hinteren Wand nur zu beiden Seiten des Infundibularfortsatzes erhalten. Dort, wo die hintere Wand durch den Infundibularfortsatz nach

vorne in die Höhle des Hypophysensäckchens getrieben wurde, ist Flimmerepithel aufgetreten (Fig. 4 *F. E.*), welches sich mehr minder scharf an den Winkeln begrenzt, welche durch die Vortreibung der Wand an dieser entstanden sind. Es ist kein Zweifel, dass wir es hier wirklich mit Flimmerepithel zu thun haben. Ganz abgesehen von der Regelmässigkeit und parallelen Stellung der an der freien Fläche der Zellen sitzenden Härchen finden sich regelmässig an ihrem Abgange von der Zelloberfläche kleine Knötchen, wie sie für Flimmer typisch sind. Dazu kommt, dass, wie weiter unten noch näher ausgeführt werden wird, auch in späteren Stadien diese Stelle noch ein vom übrigen Abschnitte des Epithels des Hypophysensäckchens verschiedenes Aussehen bewahrt. Dieser Theil des Epithels entspricht nun genau der Stelle, an welche der Infundibularfortsatz sich anlegt. Ob man dieser topographischen Beziehung zwischen Infundibularfortsatz und Hypophysensäckchen auch eine ursächliche Bedeutung beilegen darf, mag dahin gestellt bleiben. Jedenfalls ist die Thatsache eine auffallende. — Der Infundibularfortsatz weist noch ein beträchtliches Lumen auf und ist nun allseits durch Bindegewebe von der Hypophysenwand geschieden.

Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt die Hypophyse, bedingt durch das Schädelwachsthum, eine mehr horizontale Lage ein, und zwar geschieht dies so, dass dabei der früher tiefste Punkt nach vorn rückt. Mit Ausnahme von mächtiger Entfaltung der Schläuche verändert sich wenig an dem Aufbau der Hypophyse, bis endlich bei 3,4 cm langen Embryonen ein Factor eintritt, der eine beträchtliche Vermehrung der Drüsensubstanz nach sich zieht, ohne dass dabei das Organ, dessen topographische Lage eine starke Zunahme des Totalvolumens ja nicht zulässt, an absoluter Grösse viel gewinnt. Es beginnt nämlich jetzt auch von der hinteren Wand Sprossenbildung auszugehen; dabei verhält sich jedoch der mittlere Theil der Wand, der durch den Infundibularfortsatz eingestülpt ist, anders als die beiden seitlichen Theile. Während nämlich diese letzteren kleine solide Sprossen in das umliegende Bindegewebe treiben (Fig. 5 *E. Z.*), entstehen an ersterem mächtige, solide Fortsätze, — es sind deren anfangs zwei — welche nach vorn in das noch ziemlich beträchtliche Hypophysenlumen hineinragen (Fig. 5 *z. F.*). Das den Infundibularfortsatz umgebende Bindegewebe tritt in diese Fortsätze ein,

und dadurch gewinnen dieselben am Schnitt ein darmzottenähnliches Aussehen. Flimmerepithel ist noch in der früher angegebenen Ausdehnung, mithin auch auf den neu aufgetretenen Fortsätzen vorhanden.

Was das Verhältniss der Hypophyse zu den Hirnhäuten anlangt, so liegt das Organ in der Sattelgrube (Fig. 6 *S. G.*) eingeschlossen von einer Bindegewebskapsel, welche ohne Unterbrechung in das das Hirn bedeckende Bindegewebe übergeht. Dieses überdeckt die Sattelgrube und mithin auch die Hypophyse, welche Decke in der Mitte durchbrochen ist (Fig. 6 *H. H.*), um den Infundibularfortsatz und die denselben bis in die Nähe des Chiasmas begleitenden Drüsenschläuche durchtreten zu lassen.

Einen grossen bestimmenden Einfluss auf die Gestaltung der Hypophyse nimmt das Schädelwachsthum dadurch, dass die vordere Kopfkrümmung ausgeglichen wird. Dadurch wird das Organ von oben nach unten zusammengepresst und richtet daher sein Hauptwachsthum nach vorn. Der Infundibularfortsatz, der ursprünglich fast senkrecht von oben nach abwärts zog, liegt jetzt zum grössten Theil auf dem drüsigen Abschnitte der Hypophyse auf, um dann im Winkel nach vorn in den kolbig verdickten Antheil umzubiegen. Daher hat es auf medianen Sagittalschnitten den Anschein, als ob die Hypophyse aus zwei gleichgrossen Theilen, einem drüsigen und einem nervösen, bestände. Auf Querschnitten kann man jedoch leicht das Ueberwiegen des drüsigen Abschnittes über den nervösen erkennen. Das ursprünglich ziemlich weite Hypophysenlumen wird immer mehr eingeengt, so dass es bei 6,7 cm langen Embryonen nur mehr einen engen Spaltraum darstellt, der auf einem Horizontalschnitte die Form eines U hat, an dessen beiden Schenkeln nach beiden Seiten hin je eine kleine Fortsetzung des Spaltes sich findet (Fig. 7 *H. L.*). Zu Stande gekommen ist diese Form durch das Andrängen des Infundibularfortsatzes und durch das Auftreten der Sprossen von der hinteren Wand aus. Die von der vorgestülpten hinteren Wand ausgehenden Sprossen haben das Lumen ausgefüllt, während es den Anschein hat, als ob durch die von den beiden seitlichen Theilen entstandenen Sprossen die Wände etwas nach vorn gedrängt würden. Wahrscheinlich wegen der Gestaltung des Lumens durch die Vergrösserung des Organes und die Bildung von Ausstülpungen sind die Flimmer zu Grunde

gegangen, denn von diesem Stadium an war es mir nicht mehr möglich, das früher so konstant vorkommende Flimmerepithel nachzuweisen. Ein Unterschied besteht jedoch noch zwischen dem Epithel der vorderen und der hinteren Wand, da wir rückwärts noch Cylinderepithel vor uns haben, während an der vorderen Wand cubisches Epithel sich vorfindet. Nicht lange jedoch bleibt dieser Unterschied bestehen, da endlich auch das Cylinderepithel der hinteren Wand in ein cubisches übergeht.

Die weiteren Veränderungen — ich habe Stadien bis zu 20 cm Länge untersucht —, die die Hypophyse erfährt, lassen sich kurz zusammenfassen. Durch das bedeutende Längenwachsthum des Schädels ist die Hypophyse zu einem horizontalliegenden, langen Drüsenkörper ausgezogen worden, der in der Sattelgrube gelegen ist, dieselbe jedoch nur in den obersten Partien ausfüllt, während sich in der Tiefe ein mächtiger Gefässplexus ausgebildet hat. Drüsenschläuche sind an der Hypophyse, die einen breiten, schon von Müller (l. c.) beschriebenen Fortsatz nach vorn zum Chiasma entsendet, nicht mehr deutlich nachweisbar, Lumina in denselben konnte ich überhaupt nicht mehr finden. Das Hypophysenlumen selbst ist auf einen kleinen capillaren Spaltraum reducirt, der nur mehr in den mittleren Partien, dort wo der Infundibularfortsatz kolbig anschwillt, vorhanden ist. Der Infundibularfortsatz ist mächtig in die Länge gewachsen, ist in seinen vorderen Partien vollständig von Drüsengewebe umschlossen, während der kolbig verdickte Antheil in scharfem Winkel nach vorn von dem vorderen, längeren Theil abgehend, von rückwärts sich an den drüsigen Theil anlegt. Ein Lumen ist in ihm nicht mehr nachweisbar.

Fassen wir die beim Schwein gefundenen Resultate kurz zusammen, so ergiebt sich, dass die weitere Differenzirung der Hypophyse nach der Ausbildung des vom Epithel der Mundhöhle stammenden primitiven Hypophysensäckchen und des Infundibularfortsatzes in folgender Weise vor sich geht: Aus dem primitiven Hypophysensäckchen entstehen zuerst aus der vorderen Wand die sogenannten Hypophysenschläuche, welche als Epithelverdickungen in Form eines soliden Fortsatzes am unteren Ende und in Form von Querwülsten an den beiden seitlichen Theilen der vorderen Wand, auch in Form von dünnen Platten auftreten, welche Bildungen erst später durch Eindringen von Gefässen in

die Hypophysenschläuche zerlegt werden. Die in diesen Schläuchen sichtbaren Lumina treten unabhängig von dem Hauptlumen der Hypophyse auf, durch anfangs nur stellenweises Auseinanderweichen der zelligen Bestandtheile, welche Lücken schliesslich confluieren, um endlich auch mit dem Hauptlumen in Verbindung zu treten. Die hintere Wand, an welcher man den mittleren, vom Infundibularfortsatz nach vorn gedrängten Abschnitt von den beiden seitlich gelegenen Theilen wegen des den ersteren bedeckenden Flimmer- und späteren Cylinderepithels unterscheiden muss, beginnt nun auch Sprossen zu treiben, und zwar geht die Sprossenbildung von den seitlichen Theilen in Form von soliden Epithelsträngen in das umliegende Bindegewebe vor sich, während von dem mittleren Theil darmzottenähnliche Sprossen in das Lumen der Hypophyse einwachsen. Nachdem auch von der ganzen vorderen Wand solide Sprossen entstanden sind, sehen wir, dass von beiden Wänden des Hypophysensäckchens Sprossenbildung ausgeht. Die anfangs ziemlich geräumige Höhle wird sowohl durch das mächtige Wachsen der Drüsensubstanz als auch durch die kolbige Verdickung des Infundibularfortsatzes immer mehr verengt, bis schliesslich nur mehr ein capillarer Spaltraum in den rückwärtigen Theilen übrig bleibt. Eine Oeffnung, die diesen Raum mit dem Subduralraum verbindet, konnte ich nicht finden[1]). Die ursprünglich verticale Lage des Hypophysensäckchens hat sich im Laufe der Entwicklung dahin geändert, dass das ausgebildete Organ — wenigstens das eines 20 cm langen Embryo — eine entschieden horizontale Lage einnimmt. Zu Stande gekommen ist dies theilweise dadurch, dass sich das untere Ende des Säckchens nach vorn abbiegt, andererseits da-

1) Eine solche zu suchen, war ich durch die Arbeit B. Haller's: Untersuchungen über die Hypophyse u. die Infundibularorgane. Morph. Jahrb. 25. Bd. I. H., bestimmt worden. Da ich eine solche in meinen Serien nicht finden konnte, untersuchte ich daraufhin die Hypophysen erwachsener Mäuse und Ratten, doch konnte ich auch hier nicht mit Bestimmtheit die von Haller beschriebene Oeffnung finden. So viel zeigt sich jedoch aus meinen Serien, dass die bei Haller auf Tafel VI befindliche Zeichnung Nr. 38 Verhältnisse aufweist, wie sie thatsächlich nicht bestehen, denn nirgends konnte ich den zwischen Hypophyse und Schädelboden abgebildeten Raum finden, vielmehr liegt die Hypophyse immer dem Schädelboden eng an; dieser Raum ist daher wohl ein Kunstproduct.

durch, dass durch die topographischen Verhältnisse das Wachsthum des Organes hauptsächlich sich in der Horizontalen entwickeln musste.

Um die so gewonnenen Resultate mit der Hypophysenentwicklung anderer Säuger vergleichen zu können, habe ich auch Meerschweinchenembryonen daraufhin untersucht. Es standen mir davon Serien von Embryonen zur Verfügung, die eine Länge von 6, 11, 15, 17, 20, 35 und ungefähr 60 mm aufwiesen. Das jüngste Stadium zeigte ein Verhalten, welches genau dem des früher beschriebenen 14 mm langen Schweineembryo entspricht. Doch schon bei dem 11 mm langen Meerschweinchen treten Verhältnisse auf, welche beim Schwein nicht vorhanden sind. Es ist hier noch ein solider Verbindungsstrang zwischen Hypophysensäckchen und Rachenepithel vorhanden. Zu beiden Seiten dieses Stranges treten nun am unteren Ende des Säckchens solide Epithelsprossen auf. Während nun das untere Ende des Säckchens in der Mitte etwas nach vorn gekrümmt ist, wendet es sich zu beiden Seiten etwas nach rückwärts, hervorgerufen durch eine in der Mitte der hinteren Wand entstandene Einknickung. In dem dadurch entstandenen, nach aussen offenen Winkel lassen sich wieder Gefässlumina nachweisen. Bei dem 15 mm langen Embryo hat diese Knickung bedeutend zugenommen (Fig 8 bei *K.*), so dass das Säckchen fast einen nach rückwärts offenen Halbkreis beschreibt. Der Infundibularfortsatz, dessen hintere Wand starke Faltenbildung aufweist, reicht bis in die Concavität dieses Bogens hinein, so dass er nicht nur von vorne, sondern auch von unten von der hinteren Wand des Hypophysensäckchens bedeckt wird (Fig. 8 *J. F.*). Von der vorderen, konvexen Wand des Hypophysensäckchens geht ungefähr in der Mitte der Höhe ein solider Fortsatz nach vorne ab (Fig. 8 *s. F.*), von welchem sich wie beim Schwein, doch nicht so gut ausgebildet, eine frontal gestellte Platte (*P*) abschnürt. In dem einspringenden Winkel zwischen diesem Fortsatz und der vorderen Hypophysenwand sind wieder Gefässlumina (*G*) vorhanden. Dieser solide Fortsatz entspricht dem beim Schwein, dem Kaninchen und der Maus beschriebenen; doch hat es den Anschein, dass er hier von der Mitte und nicht vom unteren Ende der vorderen Wand entspringt. Dass dies nicht der Fall ist, sondern ganz den Verhältnissen beim Schwein entspricht, beweist der obliterirte Hypo-

physengang (Fig. 8 *H. G.*), der mit dem genannten soliden Fortsatz in Verbindung steht. Es gehört also der nach rückwärts ziehende Theil des Hypophysensäckchens (*h. F.*) ganz der hinteren Wand an. Diese selbst ist dort, wo sie dem Infundibularfortsatz anliegt, leicht gefaltet. In der weiteren Folge wächst der solide Fortsatz mächtig aus und wird theilweise in solide Schläuche zerlegt. Von dem Lumen des Hypophysensäckchens aus erstreckt sich ein weiter Gang in denselben hinein. Auch jetzt noch — 17 mm langer Embryo — lässt sich die Verbindung des Hypophysenganges mit dem soliden Fortsatz nachweisen. Bei dem 20 mm langen Embryo ist aus der vorderen Wand und dem soliden Fortsatz ein mächtiges Packet von Drüsenschläuchen hervorgegangen, welches gegen das Chiasma hin einen Fortsatz entsendet. Auch nach abwärts in die Tiefe der Sattelgrube zieht ein Drüsenschlauch, der in früheren Stadien mit dem obliterirten Hypophysengang in Verbindung stand. Auffallend ist, dass in diesem Stadium das Hypophysensäckchen durch den Infundibularfortsatz ungefähr bis zur Hälfte seiner Höhe eingedrückt wird. Bei dem grössten untersuchten Embryo endlich sind mehr oder minder die gleichen Verhältnisse vorhanden, nur dadurch etwas verändert, dass durch die Ausgleichung der Schädelbeuge die Hypophyse in die Länge gezogen wurde. Dadurch nimmt die Hypophyse eine fast horizontale Lage ein, und zwar bildet die frühere hintere Wand des Hypophysensäckchens jetzt die obere der noch beträchtlichen Höhle. Der in den soliden Fortsatz sich erstreckende Gang ist nicht mehr nachweisbar. Der in Fig. 8 mit *h. F.* bezeichnete Fortsatz der Hypophysenhöhle nimmt jetzt eine senkrechte Stellung ein und bedeckt von hinten den Infundibularfortsatz, der sein Lumen bis auf kleine, spaltförmige Reste verloren hat und seiner Länge nach dem drüsigen Antheil der Hypophyse aufliegt.

Ich glaube, dass schon aus diesen kurzen Angaben zu ersehen ist, in welchen Punkten die Entwicklung der Hypophyse beider Thiere übereinstimmt und in welchen sie wieder von einander abweichen. Gemeinsam ist das Verhalten in jungen Stadien bei noch bestehendem, obliterirten Hypophysengang. Dann das Auftreten des soliden Fortsatzes am unteren Ende der vorderen Wand und die Entwicklung der Hypophysenschläuche aus diesem.

Unterschiede bestehen einmal darin, dass beim Meer-

schweinchen die Hypophysenschläuche immer solid bleiben, während beim Schwein deutliche Lumina in bestimmten Stadien vorhanden sind, ferner dass beim Meerschweinchen die Entwicklung der Schläuche nur von der vorderen Wand (wenigstens ist dies der Fall bis zur Grösse von 6 cm, ein gewiss älteres Stadium als das eines 3·4 cm langen Schweineembryo). Flimmerepithel konnte ich beim Meerschweinchen nicht nachweisen. Ein weiterer Unterschied besteht in dem Einknicken der hinteren Wand, in dem Auftreten von Falten im Infundibularfortsatz und an der hinteren Wand und endlich in dem verhältnismässig langen Bestehenbleiben des, wenn auch obliterirten, Hypophysenganges.

So sehen wir, dass die Hypophysenentwicklung bei zwei in der Thierreihe so nahe stehenden Thieren, wie es das Schwein und das Meerschweinchen sind, zwar ziemlich viel gemeinsame Punkte aufweist, dass aber doch auch solche Unterschiede bestehen, dass man erst durch vielfache Einzeluntersuchungen zu allgemein gültigen Resultaten kommen kann.

Wien, Juni 1897.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Abkürzungs-Erklärung.

I. F. = Infundibularfortsatz.
I. L. = Lumen desselben.
v. W. = vordere } Wand des Hypo-
h. W. = hintere } physensäckchens
H. L. = Hypophysenlumen
H. S. = Hypophysenschläuche.
h. F. = rückwärtiger Fortsatz.
s. F. = solider Fortsatz.
z. F. = zottenförmiger Fortsatz.
v. F. = vorderer Fortsatz.
P. F. = von der Platte abgehender Fortsatz.
G. G$_1$. = Gefässlumina.
V. G. = Mündung eines Hypophysenschlauches.
F. E. = Flimmerepithel.
H. H. = Hirnhaut.
S. G. = Sattelgrube.
E. Z. = Epithelzapfen.
A. C. = Carotis.
H. G. = Hypophysengang.
K. = Abknickungsstelle.

Fig. 1. Plattenmodell der rechten Hypophysenhälfte eines 1,9 cm langen Embryo. Vergr. 120.
Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Hypophyse eines 1,9 cm langen Embryo. Vergr. 120.
Fig. 3. Dasselbe eines 2,5 cm langen Embryo. Vergr. 85.

Fig. 4. Flimmerepithel der hinteren Wand des Hypophysensäckchens eines 2,4 cm langen Embryo. Vergr. 150.
Fig. 5. Horizontalschnitt durch die Hypophyse eines 5,2 cm langen Embryo. Vergr. 70.
Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophyse eines 5,2 cm langen Embryo. Vergr. 65.
Fig. 7. Horizontalschnitt durch die Hypophyse eines 6,7 cm langen Embryo. Vergr. 60.
Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Hypophyse eines 1,5 cm langen Meerschweinchenembryo. Vergr. 90.

(Aus dem Institut für pathologische Anatomie an der Kaiserlichen Medicinischen Militär-Academie zu St. Petersburg; Direktor: Prof. Dr. K. N. v. Winogradow.)

Zur Kenntniss des feineren Baues der Kaninchenplacenta.

Von

Dr. Alexander Maximow.

Hierzu Tafel VI u. VII.

Die Placenta des Kaninchens und vieler anderer Nager ist in der letzten Zeit oftmals Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen gewesen. Dennoch ist aber sowohl die Structur als auch die Entwicklung dieses so complicirt gebauten Organs keineswegs vollständig aufgeklärt, und es herrschen in dieser Hinsicht unter den verschiedenen Autoren, welche sich mit diesem Gegenstande beschäftigt haben, die verschiedensten Ansichten.

Ich glaube, dass solches in hohem Grade von der Unvollkommenheit, oder besser gesagt, Einseitigkeit der angewendeten histologischen Technik abhängt. Es wurde nämlich fast stets, um die topographischen Verhältnisse nicht zu alteriren, das ganze Uterushorn mitsammt dem Inhalte fixirt und weiter behandelt;

so conservirtes Material benutzte auch Duval, dessen Arbeit in der diesbezüglichen Literatur die wichtigste ist, und welcher selbst angiebt, dass er die feineren histologischen Details an seinen Präparaten nicht hat studieren können.

Als ich im Laufe anderer, pathologisch-anatomischer Untersuchungen noch im December des verflossenen Jahres 1896 mir einige Präparate der Kaninchenplacenta anfertigte, fielen mir bei der Durchmusterung derselben sofort manche interessante Erscheinungen auf, über welche ich in der einschlägigen Literatur nichts oder fast nichts finden konnte, und welche mich zwangen, sie zum Gegenstande einer sorgfältigeren Untersuchung mittelst bewährter Methoden zu wählen.

Wenn ich mich jetzt, wo diese Studien beendet sind, die Resultate derselben ausführlich zu beschreiben entschliesse, so geschieht es in der Absicht, die vielen werthvollen, aber lückenhaften Angaben, welche wir bereits über den uns interessirenden Gegenstand von den vorhergehenden Autoren besitzen, zu ergänzen. Besonders soll hier die schöne Monographie „Le placenta des rongeurs" von Mathias Duval (4), welche mir bei meinen Untersuchungen fortwährend als Leitfaden gedient hat, hervorgehoben werden.

Die ältere Literatur unseres Gegenstandes, welche in der Arbeit Duval's genügende Berücksichtigung gefunden hat, werde ich vorerst ohne Erwähnung lassen, um sie nur später, bei der Beschreibung meiner eigenen Befunde in nöthigen Fällen zu citiren. Die Hauptergebnisse der Duval'schen Arbeit aber werde ich hier in einigen Grundzügen recapituliren müssen, um das Verständniss meiner Beschreibungen zu erleichtern.

Am 8. Tage nach der Befruchtung wird die Entwickelung der Placenta an der mesometralen Seite des Uterushornes dadurch eingeleitet, dass das Ectoderm der Vesicula blastodermica, welches überhaupt, nach Duval, bei der Bildung der Placenta die Hauptrolle spielt, eine Degeneration des Uterinepithels der anliegenden, sich in Form eines Wulstes hypertrophirenden Mucosa bewirkt; dann wächst das Ectoderm, welches inzwischen in seiner Hauptmasse die eigenthümliche Structur einer Protoplasmamasse ohne Zellgrenzen mit eingestreuten zahlreichen Kernen erhalten hat, am neunten oder zehnten Tage in die vom degenerirten Epithel entblösste Mucosa hinein, umwächst die oberflächlichen Capillargefässe der letzteren, und der Inhalt der Capillaren, das mütterliche Blut, gelangt dann, nach dem Schwunde des Capillarendothels, in die zwischen den ectodermalen Plasmodiummassen

sich bildenden Räume. In dieses eigenthümliche Gewebe, welches folglich aus plasmodiumartigen Ectoblastmassen mit zwischen den letzteren circulirendem mütterlichen Blute besteht, dringen am Ende des zehnten Tages von Seiten der Allantois bindegewebige Zotten mit fötalem Blute ein. Die Zotten der ausgebildeten Placenta foetalis oder Ectoplacenta, wie sie Duval nennt, sind also vom Ectoblast bekleidet und letzteres wird vom mütterlichen Blute bespült. Den Schleimhautwulst, auf welchem sich die Ectoplacenta entwickelt und welcher eigentlich die Placenta materna vorstellt, nennt Duval Cotylédons utérins, da er aus zwei durch eine Furche getheilten Hälften besteht.

Die Zellen des hypertrophirenden Bindegewebes sind hier in Form von dicken Gefässscheiden (gaînes perivasculaires von Masquelin und Svaen (11)) um die sich immer mehr und mehr erweiternden Gefässe angeordnet und bilden die cellules vasoadventices von Duval; in den oberflächlichen, unmittelbar unter der Ectoplacenta gelegenen Schichten des Placentarwulstes verwandeln sich die Bindegewebszellen der Mucosa hingegen in grosse, vielkernige, durchsichtige Zellen, die cellules vésiculeuses intermédiaires. Die unmittelbar auf der Muscularis liegende Schicht von Bindegewebszellen, welche bei der Geburt nicht abgestossen wird, beschreibt Duval unter einem besonderen Namen: couche vésiculeuse protectrice ou permanente.

Zu den übrigen Angaben Duval's werde ich noch oftmals während der Beschreibung meiner eigenen Befunde zurückkehren müssen, ebenso wie zu der Besprechung der Arbeit von Jean Masius (10), welche gleichzeitig mit der Duval'schen Arbeit erschienen ist.

Im Jahre 1891 veröffentlichte C. S. Minot (12), welcher schon früher auf demselben Gebiete gearbeitet hatte, einen kurzen Aufsatz, der in gedrungener Form die ganze Entwicklungsgeschichte der Kaninchenplacenta enthält. Im grossen Ganzen ist Minot in Bezug auf die Resultate seiner Arbeit mit Duval und Masius einig; hier werde ich vorerst nur seine Terminologie theilweise anführen, da ich bei meiner Beschreibung sie ebenfalls gebrauchen werde.

Die Schleimhaut des nicht schwangeren Uterushornes ist bekanntlich durch 6 Furchen in 6 Längsfalten eingetheilt, von denen die 2 breitesten die mesometrale Seite einnehmen. Durch die locale Hypertrophie der beiden letzteren entsteht jener oben beschriebene Placentarwulst, welcher später zur Placenta materna wird. Die beiden lateralen Falten hypertrophiren sich ebenfalls, aber nicht so stark, wie die ersteren und bilden während der Schwangerschaft einen ringförmigen Wulst, der die Placenta materna umgiebt.

Diesem Schleimhautwulste gab Minot sehr zutreffend den Namen Periplacenta, welchen ich im Folgenden ebenfalls gebrauchen werde. Das Gebiet der zwei antimesometral gelegenen Schleimhautfalten endlich, welches sich bei der Schwangerschaft stark ausdehnt, wird nach demselben Verfasser als Obplacenta bezeichnet.

Fleischmann (6), der nach Minot nächstfolgende Autor, be-

schäftigte sich ebenfalls mit Untersuchungen über die Placenta verschiedener Nager; da sein Ziel aber die allgemeinen, phylogenetischen Principe der Placentaentwicklung aufzuklären gewesen war, so berücksichtigt er den feineren histologischen Bau dieses Organs nicht; er ist übrigens mit den Resultaten der Duval'schen Arbeit vollkommen einverstanden.

In der letzten Zeit, im Jahre 1896, erschien die Arbeit von Ulesko-Stroganowa (16). Die Resultate der Verfasserin weichen in sehr vielen Beziehungen von den Befunden der vorhergehenden Autoren ab. Desto befremdender muss der Umstand erscheinen, dass ihr augenscheinlich die Hauptarbeit auf diesem Gebiete, die Monographie Duval's, unbekannt geblieben ist. Die Besprechung dieser Arbeit werde ich bei der Schilderung meiner eigenen Befunde folgen lassen.

Material und Methoden der Untersuchung.

Als Material dienten mir im Ganzen 40 Kaninchen in verschiedenen Stadien der Schwangerschaft. Zum Studium der frühesten Perioden der Entwickelung der Placenta am 8., 9., 10. und 11. Tage habe ich 5 Thiere verwendet, deren Tragzeit mir, vom Momente der Begattung gerechnet, vollkommen genau bekannt war. Die übrigen Kaninchen in den weiteren Schwangerschaftsstadien, in welchen die Entwickelung der Placenta langsamer vor sich geht, und die Veränderungen ihrer Structur nicht so schnell wie am Anfange verlaufen, liess ich mir einfach schon im Zustande der Schwangerschaft verschaffen, wobei ich nach dem Grade der Entwickelung sowohl der Placenta als auch besonders des Embryo immer annähernd die Tragzeit bestimmen konnte.

Die Thiere wurden durch Zerstörung des verlängerten Markes getödtet, die Bauchhöhle wurde geöffnet und die Anschwellungen der Uterushörner herausgenommen. Dann schnitt ich mittelst einer feinen Scheere den ganzen, der Anheftungsstelle der Placenta entgegengesetzten Theil der Uteruswand, also die Obplacenta, ab, wobei die Wandung gewöhnlich genau zwischen Periplacenta und Obplacenta durchtrennt wurde. Die Obplacenta wurde dann gewöhnlich in 4 Stücke zerschnitten und diese mit den übrigen Theilen der Placenta zusammen fixirt. Die Placenta selbst wurde, nach Entfernung des Embryo, mit der sie umgebenden Periplacenta mittelst eines sehr scharfen Messers senkrecht zu ihrer Oberfläche und zu der Längsaxe des Hornes auf mehrere, ca. 3 mm dicke Scheiben zerlegt, und die letzteren dann mittelst der Scheere auf kleinere Stücke je nach dem Bedürfniss zerschnitten.

In den frühesten Stadien, wo die Ectoplacenta als ein kleiner, dunkelrother, hufeisenförmiger Fleck auf der Oberfläche des kissenförmigen Wulstes der Mucosa sich ausbreitet, darf man das beschriebene Verfahren nicht benutzen, da sonst die wichtigsten Theile zerstört sein würden. Nach Entfernung der Obplacenta schneidet man

in diesem Falle mit einer Scheere denjenigen Theil des Placentarwulstes, auf dem sich die Ectoplacenta befindet, vorsichtig heraus und fixirt dieses Stückchen, welches niemals mehr als 4—5 mm im längsten Durchmesser misst, in toto, gewöhnlich zusammen mit dem Embryo.

Die auf die beschriebene Weise gewonnenen Gewebsstückchen verbrachte ich noch lebenswarm in die verschiedensten Fixirungsflüssigkeiten, von denen die wichtigsten die folgenden waren: Hermann's Lösung (welche mir das Beste leistete), Podwyssotzky's Lösung (starke Flemming'sche Flüssigkeit mit Zusatz von Sublimat), Altmann's Lösung, concentrirte Kochsalzsublimatlösung, Alcohol u. a. m.; alle Präparate wurden in Paraffin eingebettet und in lückenlose Schnittserien von 5 μ Dicke zerlegt; Altmann'sche Präparate dürfen aber nicht dicker als 2 μ sein.

Schnitte von Sublimatpräparaten klebte ich mit destillirtem Wasser auf den Objectträger auf, alle anderen mit Agar-Agar (0,1 % Lösung) ausser den Altmann'schen Präparaten, für welche ich, anstatt des sehr complicirten und oft schlecht gelingenden Traumaticin-Pyroxylinverfahrens von Altmann die japanische Aufklebemethode (3, § 190) dringend empfehlen kann. Sie gestattet die feinsten, 2 μ dicken Schnittserien ganz faltenlos zu machen und fixirt dieselben so gut, dass sie das stärkste Erwärmen bei der Färbung, ohne sich abzulösen, ertragen.

Zur Färbung der mit Hermann's oder Podwyssotzky's Lösungen fixirten Präparate bediene ich mich seit langer Zeit des Verfahrens von Benda (2). Nach der ursprünglichen Methode werden die Schnitte 24 Stunden in Anilinwassersaffranin gefärbt, und dann eine $^1/_2$ Minute lang in einer 0,25 % (concentrirten) alcoholischen Lösung von Lichtgrün oder Säureviolett ausgewaschen. Ich erhalte bessere Resultate, wenn ich Schnitte aus Podwyssotzky's Lösung nur circa 5 Stunden lang in einer einfachen concentrirten wässerigen Saffraninlösung (Saffranin O wasserlösl. Grübler) färbe, und dann mit der Lichtgrün- resp. Säureviolettlösung so lange extrahire, bis keine dunkelviolette Farbenwolken mehr aufsteigen und die Schnitte eine schöne grüne resp. violettblaue Färbung angenommen haben, was gewöhnlich 1,5—2 Minuten in Anspruch nimmt. Dann folgt Entwässern in absolutem Alcohol, welcher zugleich auch den Ueberschuss des Lichtgrüns entfernt, Xylol und Canadabalsam. Wenn man Hermann'sche Präparate nach dem beschriebenen Verfahren tingirt, so bekommen sie immer ein dunkles, schmutziges Aussehen. Um solches vorzubeugen, verwende ich eine Vorbehandlung, welche einen Theil des Pal'schen Hämatoxylinverfahrens darstellt und von Hermann in Verbindung mit der Reduction mittelst Holzessigs und mit der Hämatoxylinfärbung gebraucht wurde. Die auf dem Objectträger mit Agar-Agar aufgeklebten Schnitte kommen nach der Paraffinbefreiung in eine hellrosafarbene wässerige Kalihypermanganicumlösung und verbleiben darin so lange, bis sie ein okerfarbiges Aussehen bekommen

haben; dann verbringt man sie nach flüchtigem Abspülen mit Wasser in das verdünnte Pal'sche Gemisch: Acid. oxalici, Kalii sulfurosi āā 1,0, aq. dest. 1000; hier werden die Schnitte fast augenblicklich ganz farblos. Wenn man sie jetzt eine halbe Stunde lang (nicht länger!) in der wässerigen Saffraninlösung färbt und nachher auf die beschriebene Weise mit Lichtgrün oder Säureviolett behandelt, bekommt man sehr reine, elegante und scharfe Tinction.

Für die Sublimatpräparate benutzte ich gewöhnlich die Färbung mit dem Biondi-Heidenhain'schen Dreifarbgemisch, aber auch die Centrosomenfärbung von Heidenhain (Bordeaux R-Eisenhämatoxylin) (8).

Die Altmann'schen Präparate wurden nach der allgemein bekannten Methode mit Fuchsin S und Picrinsäure gefärbt.

Um bei meinen histologischen Studien auch die topographischen Verhältnisse der Kaninchenplacenta stets in Sicht zu behalten, wurde bei jedem Thiere die eine von den Anschwellungen des Uterushornes an beiden Enden unterbunden und mitsammt dem Inhalte in Müller'scher Lösung gehärtet, um später in Colloidin in toto geschnitten zu werden.

Die ersten Stadien der Entwickelung der Placenta.

Am neunten Tage der Schwangerschaft beginnt die eigentliche Entwicklung der Placenta: die Keimblase, welche bisher frei in dem Uterushorne gelegen hatte, ist jetzt auf einem begrenzten Bezirke ihrer embryonalen Hemisphäre, der area placentalis Minot's (12), welche immer der mesometralen Seite des Uterushornes zugekehrt ist, mit der Schleimhaut verklebt. In der ganzen Ausdehnung dieses Bezirkes erfährt sowohl die Schleimhaut als auch die auf derselben liegende äussere Wand der Keimblase tiefgreifende Veränderungen.

Wenn man das Uterushorn am 9. 10. oder 11. Tage an der Stelle der das Ei enthaltenden Anschwellung öffnet, so sieht man, dass die Schleimhaut an der mesometralen Seite eine begrenzte, durch eine Längsfurche in 2 Hälften getheilte Verdickung von runder Form gebildet hat. Dieser Placentarwulst (die cotylédons maternels von Duval) stellt die künftige Placenta materna vor und entsteht, wie es hauptsächlich Minot hervorgehoben hat, durch locale Hypertrophie der beiden mesometralen Längsfalten der Schleimhaut des Uterushornes. Er ist an seiner Peripherie von einer anderen, weniger deutlichen Schleimhautfalte, der Periplacenta, umgeben.

Der übrige, von den genannten Schleimhautverdickungen

nicht eingenommene Theil der Uteruswand nimmt in dem weiteren Verlaufe der Schwangerschaft keinen besonderen Antheil an der Hypertrophie der beiden ersten Theile, bleibt dünn und wird eigentlich nur passiv ausgedehnt. Ich werde ihn nach Minot Obplacenta nennen.

Das in dem erweiterten Abschnitte des Hornes gelegene Ei ist, wie gesagt, mit der Hemisphäre, auf welcher sich die Embryonalanlage differencirt, stets nach der mesometralen Seite, nach dem Placentarwulste hin gekehrt. Das Ectoderm, welches hier die Keimblase bedeckt, bewirkt eben die oben bereits erwähnte Anlagerung des Eies an die Uteruswand; solches geschieht jedoch nicht auf der ganzen Oberfläche der Hemisphäre, sondern nur auf einem ganz bestimmten Bezirke derselben, welcher die area embryonalis in der Form eines Hufeisens von den Seiten und von hinten umgibt (fer à cheval placentaire von v. Beneden, area placentalis Minot's) und dicht der Oberfläche des Placentarwulstes anliegt.

Bevor ich zu der Schilderung der merkwürdigen Wechselbeziehungen zwischen dem Ectoblast der area placentalis und der Uterusschleimhaut übergehen werde, muss ich noch die Structur des Placentarwulstes beschreiben. Wie gesagt, stellt der letztere eine locale Hypertrophie der Schleimhaut vor. Diese Hypertrophie hängt nun zum Theil von der Erweiterung der Blutgefässe, zum Theil von der Hypertrophie und Hyperplasie der Gewebselemente ab.

Die Gefässe der Mucosa, welche bis zu dem Anfange der Schwangerschaft grösstentheils einfache Capillaren gewesen waren, sind jetzt stark erweitert; ihre Lumina sind nicht kreisrund, sondern besitzen stellenweise tiefe Ausbuchtungen und haben ein eckiges Aussehen, welches im Folgenden sich immer mehr und mehr ausprägt.

Die Wandungen dieser Gefässe bestanden früher aus einem einfachen Endothel, welches an seiner äusseren Oberfläche mittelst feiner Ausläufer mit den benachbarten Bindegewebszellen verbunden gewesen war. Jetzt sind die Gefässwandungen stark verändert; das Endothel weist zwar in diesen Stadien noch keine besondere Eigenthümlichkeiten auf; das einzige, was man bemerken kann, ist eine leichte Vergrösserung der einzelnen Zellen und das häufige Auftreten von Mitosen in denselben. Es haben sich aber um

das Endothel herum eigenthümliche, sich immer mehr und mehr verdickende Gefässscheiden ausgebildet, welche aus grossen Mengen von dicht aneinander in mehreren Schichten gereihten Zellen bestehen.

Diese Gefässscheiden [gaînes perivasculaires von Masquelin und Svaen (11)], sind schon längst von vielen Autoren, wie z. B. von Duval, Masius, Minot u. A. beschrieben worden, und es wird von allen diesen Autoren angegeben, dass dieselben dadurch entstehen, dass die Sternzellen des lockeren Bindegewebes der Mucosa, welche durch Ausläufer sowohl miteinander, als auch mit den Capillarwandungen verbunden sind, sich allmählich an der Peripherie der letzteren in immer wachsenden Mengen sammeln. Im Folgenden verwandeln sich diese, anfangs einfach kugelförmige und dicht aneinandergedrängte Zellen (cellules globuleuses (4, I, p. 327)] nach Duval's Beschreibung (ibid. p. 337), in bläschenförmige, einkernige, mit einer Membran versehene Zellen, deren Protoplasma im Centrum der Zelle um den Kern herum angesammelt ist und nach der Membran hin dünne protoplasmatische Fäden aussendet. Zwischen den letzteren und der Membran befindet sich nach Duval eine durchsichtige, homogene Substanz, welche, wie es schon längst Claude Bernard gezeigt hat, nichts anderes ist als Glycogen. Sobald die Zellen der Gefässscheiden das beschriebene Aussehen angenommen haben, werden sie von Duval als cellules vésiculeuses vosoadventices (l. c. I. p. 598) bezeichnet.

Dass diese Zellen, welche wir von nun an einkernige Glycogenzellen nennen werden, in der That eine Art von Membran bekommen, ist freilich richtig; es scheint mir aber, dass die angeführte Beschreibung Duval's nicht genau den Thatsachen entspricht und etwas zu schematisch ist. Die Zellen der Gefässscheiden stellen ja mit Ausläufern versehene Bindegewebszellen, welche sich um die Gefässe ansammeln, vor. Wie sollen denn aus ihnen nachher Zellen mit Membranen entstehen, und wie verhalten sich dabei ihre Ausläufer? Ich glaube, dass man in gegebenem Falle eigentlich nicht von Zellen mit einfachen Zellmembranen, von einer „cellule vésiculeuse", reden kann; die Vorgänge sind hier etwas complicirter.

Wie diese Zellen früher mit einander durch Ausläufer verbunden waren, so bleiben sie es auch jetzt, wo sie sich um

die Gefässe herum sammeln und die Scheiden der letzteren bilden; nur verdicken und verkürzen sich dabei ihre Ausläufer. Es besteht also die Gefässscheide aus einem echten reticulären Gewebe; jede Zelle dieses Gewebes besitzt einen einzigen rundlichen Kern und eine unbedeutende Masse von Protoplasma, welches um den Kern herum angesammelt ist (Fig. 8 *Gz*)[1]) und in welchem man an Altmann'schen Präparaten fuchsinophile Granula sehen kann. Diese centrale Protoplasmamasse sendet nach allen Richtungen vielfach verzweigte Ausläufer aus, welche sich sowohl miteinander, als auch mit den Ausläufern der benachbarten Zellen verbinden, und an ihrer Oberfläche ebenfalls zahlreiche reihenförmig angeordnete Altmann'sche Granula aufweisen. Die Stränge des auf solche Weise entstehenden reticulären Fachwerkes sind nicht alle von derselben Dicke; es sind einzelne (Fig. 8 *m*) von denselben viel dicker, als die anderen (Fig. 8 *n*), und sie sind es gerade, welche entsprechend den Verbindungsstellen der Ausläufer der benachbarten Zellen, also zwischen den Zellen angeordnet erscheinen. Da sie überall zwischen den Zellen liegen, so machen sie in der That, besonders in den späteren Schwangerschaftsstadien, wo sie noch viel deutlicher werden (Fig. 8), den Eindruck von Zellmembranen, welch' letztere aber in diesen, tiefer gelegenen Gefässschichten des Placentarwulstes nur sehr unvollkommen jede einzelne Zelle umschliessen.

Weiter unten werden wir erfahren, dass in den Wandungen der oberflächlichen, unmittelbar unter dem Uterinepithel gelegenen Gefässe, sowie in den mehrkernigen, grossen Glycogenzellen, die eigentlich auf ganz dieselbe Weise entstehenden Zellmembranen eine viel vollkommnere Entwickelung erreichen und thatsächlich eine ununterbrochene, scharf conturirte Zellhaut bilden können.

Nach der Beschreibung Duval's, welcher, wie gesagt, bei den einkernigen Glycogenzellen eine echte Zellmembran annimmt, soll also das Glycogen, welches diesem Gewebe sein durchsichtiges Aussehen verleiht, in dem Zellleibe selbst aufgespeichert werden; in der Wirklichkeit wird jedoch diese Substanz ursprünglich in die intercellulären Räume, in die Maschen des Reticulums abgeschieden.

1) Das auf der Zeichnung 8 dargestellte Glycogenzellengewebe (*Gz*) entspricht eigentlich nicht den Anfangsstadien der Schwangerschaft, sondern der Mitte derselben.

Ungeachtet dessen, dass die einkernigen Glycogenzellen sehr wenig Protoplasma besitzen, und von Glycogenmassen allseitig umgeben sind, behalten sie doch in den früheren Schwangerschaftsstadien ihre volle Lebenskraft bei: unter ihnen findet man nämlich viele Zellen in mitotischer Theilung begriffen, so dass also die Gefässscheiden nicht nur auf Kosten der Auflagerung von neuen Bindegewebszellen an ihre Peripherie, sondern auch auf Kosten der Vermehrung der sie bildenden Zellen selbst wachsen.

Auf solche Weise gewinnen die Gefässscheiden allmählich immer mehr und mehr an Umfang, und am Ende des 10. Tages besteht schon der Placentarwulst in seiner ganzen Dicke aus Massen von verschiedenartig gewundenen, breiten Gefässen, mit mächtigen, cylindrischen Gefässscheiden. Die Scheiden der benachbarten Gefässe berühren einander, in den zwischen ihnen frei bleibenden vieleckigen Zwischenräumen befinden sich aber die Reste des Schleimhautbindegewebes, welches bei der Bildung der Gefässscheiden fast vollständig verbraucht wurde. Es stellen diese Reste eine feinkörnige oder feinfaserige, wahrscheinlich halbflüssige Grundsubstanz vor; hier und dort sind in derselben noch rundliche oder sternförmige, fast sämmtlich regressive Veränderungen aufweisende Zellen zu sehen, als Resultat deren vollständigen Zerfalles die hier immer zahlreich vorhandenen Chromatinkörnchen zu betrachten sind; ausserdem gelangen hierher oft auch Leucocyten, welche wahrscheinlich aus den Gefässen emigriren und dann durch die Gefässscheiden, zwischen deren Zellen sie oft schon jetzt gefunden werden, hindurchwandern. Es waren wahrscheinlich gerade diese ganz gewöhnliche Leucocyten gewesen, welche J. Masius in seinen Präparaten gesehen und als eigenthümliche Gebilde von unbekannter Bedeutung beschrieben hat (10 p. 98).

Alles soeben beschriebene bezieht sich eigentlich nur auf die tieferen Schichten des Placentarwulstes, der Placenta materna. Wenn man jetzt von diesen tieferen Theilen des Placentarwulstes zu der Oberfläche der Mucosa übergeht, so wird man bemerken, dass, je näher man zu dem Uterinepithel rückt, die beschriebenen Blutgefässe sich auf eine immer wachsende Anzahl von engeren, aber dafür zahlreicheren Aesten theilen.

Hier in der oberflächlichen Schicht der Mucosa sind die Gefässe also zahlreicher, aber zugleich ein jedes von ihnen auch von viel engerem Durchmesser; die Gefässwandungen, oder besser

gesagt, die Gefässscheiden, werden hier ebenfalls immer dünner und dünner; das Endothel wird hier ebenfalls weniger bemerkbar, da es vermuthlich dem raschen Längenwachsthum der Gefässe, welches hauptsächlich durch die Vermehrung der Zellen der Gefässscheiden bewirkt wird, nicht Folge leisten kann, und da deswegen seine Zellen, eine jede für sich ohne besondere Veränderungen, weit auseinander geschoben werden, so dass nur an einigen Stellen einzelne Endothelzellen wahrgenommen werden können.

Die Gefässe, welche sich unmittelbar unter dem Epithel in sehr grosser Anzahl dicht neben einander liegend befinden, besitzen ein ganz enges Lumen und eine stark reducirte Wandung (Fig. 1 *Gz*). Sie sind deswegen von Wichtigkeit, weil sie dem in die Schleimhaut des Placentarwulstes einwachsenden embryonalen Gewebe, wie wir sehen werden, als erste im Wege stehen. Viele Autoren haben deshalb ihre besondere Aufmerksamkeit auf diese Gefässe gerichtet. Duval fasst sie einfach als Capillaren auf, welche nur aus einer einschichtigen Endothelwandung, ohne eine die letztere umgebende Gefässscheide, bestehen. Ich muss aber behaupten, dass ich in diesen Gefässen überhaupt niemals gut erhaltenes Endothel zur Sicht bekommen konnte: im Gegentheil, es besteht hier die Gefässwandung aus einer einzigen Schicht von Zellen (Fig. 1, *Gz*), welche durchaus den cellules vésiculeuses vasoadventices, also den einkernigen Glycogenzellen entsprechen; die Endothelzellen sind nur an einigen wenigen ganz vereinzelten Stellen noch sichtbar (Fig. 1, *E*). Es konnte also das Endothel entweder dem raschen Wachsthum des Gefässe nicht folgen, oder es haben sich seine Zellen ebenfalls in glycogenhaltige einkernige Gefässscheidezellen verwandelt und können also jetzt von den letzteren nicht mehr unterschieden werden.

Nach den meisten Autoren soll das Ectoderm, in die Mucosa hineindringend, diese Blutgefässe umwachsen, wobei das Endothel der letzteren der Atrophie verfällt. Von Duval wird diese Atrophie des Endothels sogar (auf der Fig. 25) abgebildet; da aber, wie wir es gesehen haben, die oberflächlichen Gefässe des Placentarwulstes kein Endothel besitzen, sondern nur von einkernigen Glycogenzellen gebildet werden, so kann man die Degeneration des Endothels nicht annehmen; solches wird auch in den Präparaten niemals beobachtet; es stehen dem heranwachsenden Ectoblast eben nur die Glycogenzellen im Wege.

Ich muss noch bemerken, dass sich die die Wandung der oberflächlich gelegenen Gefässe bildenden Glycogenzellen von den Glycogenzellen der Gefässscheiden in den tieferen Theilen des Placentarwulstes dadurch unterscheiden, dass sie eine wirkliche, wohlausgebildete Membran besitzen, welche ebenfalls mit den feinen, von der centralen, kernhaltigen Protoplasmamasse ausstrahlenden Fortsätzen verbunden ist (Fig. 1, *Gz*).

Die beschriebenen Gefässe liegen, wie gesagt, unmittelbar unter dem Epithel; sie bilden an der unteren Oberfläche des letzteren oft besondere Vertiefungen, sodass in den entsprechenden Stellen die Epithelschicht viel dünner als in den anderen erscheint.

Wir haben gesehen, dass in der Tiefe der Placenta materna fast das ganze Bindegewebe der Mucosa für die Bildung der Gefässscheiden verbraucht wurde; in den oberflächlichsten Schichten, welche wir jetzt beschreiben, geschieht eigentlich dasselbe, nur sind hier die freien Räume zwischen den Gefässen viel bedeutender, und zwar aus dem einfachen Grunde, dass die Gefässe hier, obwohl viel zahlreicher, doch nur sehr dünne Wandungen besitzen und deshalb weiter von einander entfernt sind. Diese Zwischenräume sind nun von einer wahrscheinlich halbflüssigen, fein granulirten oder feinfaserigen Substanz, welche, ebenso wie in den tieferen Schichten des Placentarwulstes die Ueberreste des Bindegewebes vorstellt, erfüllt. Zwischen den Massen dieser Substanz vertheilt liegen an manchen Stellen noch sternförmige oder spindelförmige Bindegewebszellen, welche mit einander durch ihre feinen Ausläufer verbunden sind, und sehr oft sowohl Glycogen als auch eine Art von Membran besitzen. Es ist klar, dass ein solches lockeres, weiches, von äusserst zahlreichen Gefässen durchzogenes Gewebe das Eindringen des embryonalen Gewebes in das mütterliche in hohem Grade erleichtern soll.

Bisher haben wir nur von dem Bindegewebe des Placentarwulstes gesprochen. Das Epithel, welches seine Oberfläche und die zahlreichen, hier befindlichen Uterindrüsen bekleidet, erleidet aber ebenfalls sehr tiefgreifende Veränderungen. Die Epithelzellen fliessen in eine continuirliche Protoplasmamasse zusammen, in welcher die allmählich ebenfalls degenerirenden Kerne in grossen, dichtgedrängten, zahlreichen Haufen liegen. In diesen Kernen wird, wie es schon von Duval und Masius (l. c.) gezeigt worden ist, die chromatische Substanz in ihrer ganzen Masse

an der Membran des Kernes angesammelt, den centralen Theil des letzteren ganz frei lassend. Man könnte diesen Degenerationsvorgang deswegen nach Schmaus und Albrecht (14) als „Kernwandhyperchromatose“ bezeichnen.

Die Altmann'schen Granula bleiben in den degenerirenden Epithelmassen, welche oft noch von feinen, hellen Vacuolen dicht erfüllt sind, während sehr langer Zeit, fast bis zur völligen Resorption derselben erhalten. Später werden jedoch, während sie sich selbst noch intensiv färben, ihre Umrisse immer mehr und mehr verwischt; die einzelnen Granula fliessen zusammen und es werden die degenerirenden Epithelmassen nach dem Altmann'schen Verfahren dann fast diffus roth gefärbt. Oft bemerkt man um die degenerirenden Epithelmassen herum aus den Gefässen emigrirte Leukocyten, welche sogar in die Massen selbst eindringen können. Auch rothe Blutkörperchen befinden sich sehr oft in grossen Mengen neben den Epithelmassen, was auch nicht auffällig ist, da sich ja die Gefässwände bei der Bildung der vielkernigen Glycogenzellen stark auflockern; dass das aber, wie es Duval glaubt (l. c. I p. 592), nur künstlich hervorgerufene Extravasate seien, glaube ich nicht. Der Meinung von J. Masius, welcher diesen epithelialen, mit Blut erfüllten Crypten eine gewisse Bedeutung für die Bildung neuer Bluträume in der Ectoplacenta zuschreibt (l. c. p. 118), pflichte ich aber ebenfalls nicht bei, da ich der angeführten Thatsache überhaupt keine besondere Bedeutung zuschreibe.

Das Epithel der Drüsen macht dieselben Veränderungen wie das oberflächliche durch; doch geht hier die Degeneration von dem Eingange der Drüsen nach ihrem Ende hin viel langsamer, so dass in den Stadien, in welchen das oberflächliche Epithel schon längst spurlos verschwunden ist, die Epithelreste der tieferen Theile der Drüsen noch in genügender Anzahl existiren.

Die degenerativen Veränderungen des Uterinepithels sind von manchen Autoren, insbesondere von J. Masius (l. c. p. 92 u. ff.) sehr ausführlich beschrieben worden; deshalb nehme ich von einer genaueren Schilderung derselben Abstand. Jedenfalls muss ich Duval, Masius und Minot darin vollständig beistimmen, dass das Uterinepithel beim Kaninchen durchaus keine active Rolle in der Entwicklung der Placenta spielt.

Der auf die beschriebene Weise veränderten Mucosa des Placentarwulstes liegt das Ectoderm der Keimblase eng an. Auf der ganzen Fläche des oben erwähnten, hufeisenförmigen Bezirkes (area placentalis) erscheint es, im Vergleiche mit den übrigen Theilen, stark verdickt. Nach der Beschreibung der meisten Autoren, wie z. B. Duval (l. c. I. p. 332), Masius (l. c. p. 91 und 95), besteht das Ectoderm der area placentalis schon am Anfange des 8. Tages, wenn das Uterinepithel noch in ununterbrochener Schicht die Mucosa bedeckt, aus 2 Schichten, aus einer oberflächlichen, auf der Mucosa liegenden, in welcher die Epithelzellen ihre Individualität eingebüsst und eine continuirliche protoplasmatische kernreiche Masse, ein ectodermales Plasmodium (couche plasmodiale von Duval, plasmodiblast von v. Beneden) gebildet haben, und aus einer tieferen, dem parietalen Mittelblatte anliegenden, welche aus gut begrenzten, polygonalen Zellen mit zahlreichen Mitosen besteht.

Ich sehe aber in meinen Präparaten in den Stadien, wo das Ectoderm noch einfach der Oberfläche der Mucosa anliegt, kein ectodermales Plasmodium. Meiner Meinung nach erscheint das letztere erst später, spielt aber auch dann nicht die Hauptrolle bei dem Eindringen des Ectoderms in die Schleimhaut. Das verdickte Ectoderm besteht vorerst in seiner ganzen Masse aus scharf begrenzten Zellen, aus einem mehrschichtigen Epithel (Fig. 1, *Ed*), dessen tiefere, auf dem parietalen Mittelblatte liegende Zellen oft eine cylindrische Gestalt besitzen. In allen Schichten des Ectoderms, selbst in den oberflächlichsten, bekommt man zahlreiche Mitosen zu Sicht.

Diese embryonale Epithelschicht berührt unmittelbar das degenerirende, aber noch immer ununterbrochene Epithel des Placentarwulstes. Unter dem Einflusse des embryonalen Gewebes wird nun letzteres immer weiter und weiter resorbirt, wird es immer dünner und dünner, und da es die geringste Dicke gerade dort, wo unter ihm die beschriebenen, aus einschichtig angeordneten Glycogenzellen bestehenden Gefässe verlaufen, besitzt, so wird es natürlicherweise gerade an diesen Stellen am frühesten vollständig durchbrochen und zur Seite geschoben (Fig. 1 bei *x*).

Auf solche Weise wird also einerseits die früher ununterbrochene Epithelschicht der Mucosa auf zahllosen Stellen zu-

gleich durchbrochen und sammelt sich jetzt hauptsächlich in den Drüsenmündungen in grösseren Massen an, andererseits aber tritt das Ectoderm der Area placentalis in die innigste Berührung mit den Wandungen der oberflächlichen Gefässe (Fig. 1).

Sobald nun das Ectoderm, in welchem es auch jetzt noch keine plasmodiumartige Schicht giebt, auf die beschriebene Weise unmittelbar zu den mütterlichen, aus einkernigen Glycogenzellen bestehenden Gefässen angekommen ist, werden diese glycogenen Zellen der Gefässwandungen durch den Reiz, welchen die heranwachsenden embryonalen Elemente auf sie ausüben, zur Ausarbeitung von grossen Glycogenmengen veranlasst, und verwandeln sich dabei in grosse, vielkernige, stark glycogenhaltige Zellen.

Diese Umwandlung der kleinen einkernigen Glycogenzellen in die grossen mehrkernigen ist ein complicirter Vorgang, welcher eigentlich aus 3 Theilen besteht: 1) aus der Hypertrophie jeder einzelnen Zelle, wobei das Protoplasma, hauptsächlich aber das Glycogen an Masse zunehmen und der Umfang des Kernes sich vergrössert, 2) aus der direkten Fragmentirung des Kernes, wodurch mehrere Kerne in einer Zelle entstehen und 3) aus dem Zusammentreten und Verschmelzen von mehreren Zellen.

Ich habe oben beschrieben, wie sich in dem Gewebe der Gefässscheiden um eine jede Zelle herum eine Art von Membran durch die netzförmige Anordnung der Zellausläufer bildet, und wie in den oberflächlichen Gefässen, welche nur aus einer einzigen Schicht von solchen Zellen bestehen, die Membranen, die hier eigentlich auch als an der Peripherie der Zelle miteinander verbundene Ausläufer betrachtet werden können, eine viel vollkommnere Entwickelung zeigen.

Wenn nun in den einkernigen Zellen der Gefässwandungen unter dem Einflusse des durch das embryonale Gewebe ausgeübten Reizes eine verstärkte Glycogenausscheidung stattfindet, dehnen die sich immer reichlicher anhäufenden Glycogenmassen die zwischen den protoplasmatischen Ausläufern befindlichen Zwischenräume stark aus und nähern dabei auf rein mechanische Weise die Kerne von 2 oder 3 Nachbarzellen mit den die Kerne umgebenden Protoplasmahöfen einander bis zur völligen gegenseitigen Berührung; die zwischen diesen sich vereinigenden Zellen gelegenen Abschnitte ihrer Membranen verdünnen sich

wieder und werden zu protoplasmatischen Zellausläufern, während die peripherischen Abschnitte dieser Zellhäute sich nicht verdünnen und nunmehr eine einzige, scharf conturirte Membran bilden, welche die zusammengetretenen Zellen umgibt. Auf die beschriebene Weise entstehen grosse, vielkernige Zellen mit wohl ausgebildeten Zellmembranen (Fig. 2, *Gz'* und Fig. 3). Das Protoplasma befindet sich im Centrum der Zelle um die grossen Kerne herum angeordnet; an Altmann'schen Präparaten sind in demselben wohl ausgebildete fuchsinophile Granula zu sehen (Fig. 7, *Gz'*). Von der Peripherie des centralen Protoplasmahofes entspriessen zahlreiche feine Ausläufer mit auf ihrer Oberfläche reihenförmig angeordneten Altmann'schen Granulis; diese Ausläufer sind reichlich verzweigt und befestigen sich an die Zellmembran. In den zwischen den Ausläufern gelegenen hellen Räumen befinden sich grosse Massen von Glycogen, welches an Alcoholiodpräparaten in Form von kleinen braunen Körnchen erscheint.

Die mehrkernigen Glycogenzellen können also durch Zusammentreten und Verschmelzung von mehreren einkernigen Zellen entstehen. Doch befindet sich in ihnen oft eine so grosse Anzahl von Kernen, dass man solches schon a priori nicht durch die Entstehungsweise dieser Elemente allein erklären kann. Mitosen gibt es hier, zum Unterschiede von den einkernigen Glycogenzellen, niemals. Dafür kann man aber stets Erscheinungen der Amitose, und zwar der „direkten Fragmentirung" nach Arnold (1) in Fülle begegnen (Fig. 2 und 3).

Oft erscheint der Kern verlängert, dann tritt in seiner Mitte eine Einschnürung auf, welche demselben eine biscuitähnliche Form verleiht; sie vertieft sich immer mehr und schliesslich trennen sich die 2 Kernhälften vollkommen von einander ab. Der Vorgang kann sich wiederholen und so entstehen vielkernige Zellen. In vielen anderen Fällen aber geht die Einschnürung des Kernes nicht bis zur völligen Theilung desselben auf 2 besondere Kerne. Es entstehen dann Zellen wie die auf der Fig. 3 abgebildete, mit einem einzigen aber sehr grossen, schlauchförmigen Kerne, welcher sehr oft mehrfach geknickt oder ringförmig zusammengebogen ist und an seiner ganzen Oberfläche durch verschieden tiefe Einschnürungen auf viele besondere Abschnitte getheilt ist; in einem jeden solchen Abschnitte liegt ge-

wöhnlich ein besonderer Nucleolus. Diese Vorgänge der Amitose wurden bereits von Paladino (13) in den Deciduazellen der Säugethierplacenta, speciell beim Meerschweinchen, beschrieben[1]).

Ausser dem Glycogen befinden sich stets in den vielkernigen Glycogenzellen auch feine Fettgranula (Fig. 2, 7, 10, *Gz'*), welche an der Oberfläche der protoplasmatischen Ausläufer sitzen und, merkwürdiger Weise, fast niemals eine kugelige, sondern eine unregelmässige, eckige Gestalt besitzen. Ob ihre Entstehung in irgend welcher Beziehung zu den fuchsinophilen Granulis steht, konnte ich nicht ermitteln.

Ausserdem befindet sich in diesen Zellen, besonders dann, wenn sie, wie wir weiter unten sehen werden, an dem grössten Theile ihrer Oberfläche von mütterlichem Blute bespült werden (Fig. 2), eine grosse Menge von Gebilden, von denen die grössten ihrer Form nach ausserordentlich den Erythrocyten des mütterlichen Blutes gleichen, und durchaus dieselben Farbenreactionen aufweisen. Bei der Färbung mit Saffranin-Lichtgrün werden nämlich, wie an den beigegebenen Figuren zu sehen ist (Fig. 2, 10, *Bk*; Fig. 15 c), die Erythrocyten stets (nach Fixirung mit Hermann's oder Podwyssotzky's Lösungen) die einen roth, die anderen grün gefärbt. Ganz ebenso verhalten sich diesem Färbungsverfahren gegenüber auch die in den vielkernigen Glycogenzellen befindlichen Körperchen. Neben den grösseren, erythrocytenähnlichen Körperchen befinden sich hier in grosser Menge noch andere, zum Theil sehr kleine Granula, welche ebenfalls theils grün, theils roth sind. Auf welche Weise die Erythrocyten in den Leib der Glycogenzellen gelangen können, bleibt völlig unaufgeklärt; dass aber in den letzteren wirklich oft Erythrocyten vorgefunden werden, das ist bereits von einigen Autoren beschrieben worden, so z. B. von Masquelin und Svaen (11) und J. Masius (10). Die ersteren haben diese Thatsache, ebenso wie das häufige Auftreten von Blutkörperchen in den degenerirenden Uterinepithelmassen, als den Ausdruck einer hämatoblastischen Function der Placenta aufgefasst. Man muss aber doch erwägen, dass die fraglichen, so sehr den Erythro-

1) Leider ist mir die Arbeit Paladino's unzugänglich geblieben, und ich musste mich auf das Referat derselben in dem Artikel „Zelle" von W. Flemming in den Ergebnissen d. Anat. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet Bd. III. beschränken.

cyten ähnlichen Gebilde möglicherweise, wenigstens zum Theil, einfach Körner oder Tropfen von einer Substanz, welche in der Glycogenzelle selbst entstanden ist, sein können.

In der entwickelten Placenta enthalten nämlich die vielkernigen Glycogenzellen, selbst die sehr weit von den mütterlichen Blutbahnen gelegenen, oft in ihrem Zellleibe Granula von sehr verschiedener, manchmal sehr bedeutender Grösse, welche etwas an die Russel'schen Körperchen der bösartigen Geschwülste erinnern und offenbar in der Zelle selbst entstanden waren.

Nach unserer Beschreibung entwickeln sich also die vielkernigen Glycogenzellen aus den Zellen, welche die Wandungen der oberflächlich gelegenen Gefässe des Placentarwulstes bilden und eigentlich den einkernigen Glycogenzellen der Gefässscheiden in den tieferen Theilen des letzteren völlig entsprechen.

Von den Literaturangaben entspricht der gegebenen Beschreibung die Ansicht Minot's (12) am meisten. Nach ihm sollen die mehrkernigen Glycogenzellen aus kleinen Gruppen von Bindegewebszellen entstehen und zwar dadurch, dass etwa 3—6 solcher Zellen zusammenkommen und sich mit einer besonderen Membran umgeben. Duval (l. c.) zählt sie ebenfalls für hypertrophische Bindegewebszellen und fasst die grosse Anzahl der Kerne als eine Folge der Amitose allein auf. Doch heben sowohl Minot als Duval die Beziehungen der vielkernigen Glycogenzellen zu den Blutgefässen nicht hervor und sprechen nur von einfachen Bindegewebszellen der Mucosa. Wie wir aber schon oben gesehen haben, sind letztere in den oberflächlichsten Schichten des Placentarwulstes, wo die vielkernigen Zellen entstehen, eigentlich fast gar nicht mehr vorhanden, da sie fast sämmtlich zur Bildung der Gefässwandungen verbraucht worden sind. Einige spärliche Zellen sind zwar in der oben erwähnten, halb flüssigen, zwischen den Gefässen gelegenen Masse noch vorhanden, aber in so unbedeutender Anzahl, dass sie keineswegs allein die grossen Massen des Glycogengewebes bilden könnten.

Eine ganz abweichende Ansicht über die Entstehung der mehrkernigen Glycogenzellen finden wir bei Ulesko-Stroganowa (16, p. 227). Sie verfällt in denselben Fehler, welchen Masquelin und Svaen schon lange vorher begangen hatten, und betrachtet diese Zellen als embryonale Epithelzellen. Sie vergleicht die in der ausgebildeten Placenta zwischen den Zottenenden gelegenen Glycogenzellengruppen mit den Zellknoten der Langhans'schen Schicht in der Menschenplacenta und beschreibt Uebergangsformen zwischen den Elementen des Zottenüberzuges und den mehrkernigen Glycogenzellen. Ich verhalte mich, wie aus der oben angeführten Beschreibung meiner

Präparate genügend erhellt, der Ansicht von Ulesko-Stroganowa gegenüber durchaus ablehnend. Ich sehe nämlich nirgends die erwähnten Uebergangsformen; dafür aber giebt es überall in Hülle und Fülle allerlei Uebergangsformen zwischen den ein- und mehrkernigen Glycogenzellen. Manchmal sind sogar die letzteren von dem embryonalen Gewebe durch eine dicke Schicht von noch unveränderten einkernigen Zellen, welche schon ohne jeden Zweifel mütterlichen Ursprungs sind, abgegrenzt.

Sobald die einkernigen, die Gefässwandungen in den oberflächlichen Schichten des Placentarwulstes bildenden, Glycogenzellen unter dem Einflusse des sie berührenden embryonalen Epithels sich in mehrkernige grosse Zellen verwandelt haben, lockern die letzteren, sich immer mehr und mehr vergrössernd, abrundend und deshalb auseinanderrückend, die Gefässwand etwas auf. Das mütterliche Blut dringt in die sich auf solche Weise bildenden intercellulären Zwischenräume ein, umspült die Glycogenzellen dabei oft von allen Seiten und gelangt jetzt auch in unmittelbare Berührung mit dem Ectoderm. Das ist der Zeitpunkt, wo sich in dem letzteren zum ersten Male, aber auch nur an den Stellen, wo das mütterliche Blut das embryonale Gewebe berührt, eine protoplasmatische Schicht ohne Zellgrenzen mit zahlreichen eingestreuten Kernen, also ein ectodermales Plasmodium, wie wir diese Schicht von nun an nennen werden, differencirt. Von diesem Zeitpunkte an müssen also in dem die künftige Placenta foetalis bildenden Ectoderm 2 Schichten unterschieden werden: 1. die tiefere, dem parietalen Mittelblatte anliegende, wo die einzelnen Zellen wohl entwickelt sind, deutliche Grenzen besitzen und in reger mitotischer Theilung begriffen sind; diese Schicht werden wir im Folgenden nach v. Beneden Cytoblast oder einfach Zellschicht, celluläre Schicht, nennen; 2. die auf der Zellschicht gelegene, oberflächliche, vom mütterlichen Blute bespülte protoplasmatische Schicht, v. Beneden's Plasmodiblast.

Da es in diesem Plasmodium niemals Mitosen giebt, und da ich, entgegen der Angabe Duval's, auch Amitose, trotz sorgfältiger Untersuchung hier nicht constatiren konnte, so kann als einzige Quelle der wachsenden Plasmodiummassen nur die von einem Zusammenfliessen der neugebildeten Zellen gefolgte Wucherung des Cytoblastes angesehen werden. Da das ectodermale Plasmodium also aller Wahrscheinlichkeit nach kein eigenes Wachsthum besitzt, so wird es erhellen, dass Duval nicht Recht

hat, wenn er dem Cytoblast eine ganz untergeordnete Bedeutung zuschreibt und behauptet, dass es in der entwickelten Placenta gar nicht mehr existirt (l. c. I. p. 591). Im Gegentheil, wir werden sehen, dass die Zellschicht bis zu der vollständigen Ausbildung der Placenta foetalis, fast bis zum Ende der Schwangerschaft persistirt, und dass die aus ihr hervorgehenden Zellen neues Zellenmaterial für das wachsende ectodermale Plasmodium fortwährend liefern.

Nachdem auf die geschilderte Weise das mütterliche Blut mit dem Ectoblast in Berührung getreten und auf dem letzteren das Plasmodium entstanden ist, fängt das Ectoblast an, in die Tiefe der vom Epithel entblössten Schleimhaut hineinzuwachsen. Das Wachsthum geschieht aber auf zweierlei Art: dort nämlich, wo das Ectoderm in das eigentliche Bindegewebe der Mucosa, also zwischen den Gefässen, eindringt, bildet es cylindrische Primordialzotten in Form von Ausstülpungen, deren innere, zum Exocoelom gekehrte Oberfläche von einem zarten, vorerst noch gefässlosen Bindegewebe, dem parietalen Mittelblatte, die äussere, in die Mucosa eindringende aber von cylindrischem, ectodermalem Epithel, also von dem Cytoblast allein, ohne den Plasmodiblast, bekleidet ist. Dort hingegen, wo das Ectoderm mit dem mütterlichen Blute in Berührung kommt und zugleich grossen Gruppen von mehrkernigen Glycogenzellen, welche die jetzt stark aufgelockerte Gefässwand bilden, begegnet, erscheint stets das ectodermale Plasmodium, welches, allmählich an der inneren Oberfläche der Gefässwand gleitend, die Glycogenzellen der letzteren umwächst (Fig. 2, *pb*). Die Glycogenzellen haben dabei vermuthlich eine wichtige Rolle in der Ernährung des embryonalen Gewebes zu spielen. Oft wird man Stellen gewahr, wo einige von denselben, an dem grössten Theile ihrer Oberfläche vom Plasmodium umringt, sich allmählich wieder verkleinern, das Glycogen verlieren und sich stark abplatten, wobei in ihrem Zellleibe zahlreiche Fettgranula auftreten. Schliesslich können ihre Kerne und jene sich stark färbende Granula, welche sich in ihnen befinden, mitsammt den Fettgranulis in der Masse des Plasmodiums eingebettet erscheinen (Fig. 2 bei *x*). Vielleicht werden also die Glycogenzellen, auf solche Weise atrophirend, für die Ernährung des embryonalen Gewebes utilisirt.

Während also das glycogene Gewebe allmählich vom ecto-

dermalen Plasmodium durchwachsen wird und theilweise zerfällt, gewinnt das letztere immer mehr und mehr an Umfang und Ausdehnung, dem Längenwachsthum der vom Cytoblast bekleideten Primordialzotten Folge leistend.

Am 10. Tage bekleidet das Plasmodium nicht nur, wie anfangs, die innere Oberfläche der aus den Glycogenzellen bestehenden Wandungen der früheren Gefässe, sondern es bilden sich in der Masse des Plasmodiums selbst neue Hohlräume, welche sich sofort mit dem mütterlichen Blute füllen und sich immer weiter entwickeln. Und so entsteht ein eigenthümliches Gewebe, bestehend aus zusammengeflossenen Ectoblastzellen, aus dem ectodermalen Plasmodium, durchzogen von unregelmässig geformten Hohlräumen, in welchen das mütterliche Blut, unmittelbar die Ectoblastzellen bespülend, circulirt.

An allen Stellen, an welchen das Ectoderm in die Schleimhaut des Placentarwulstes hineinwächst, verwandeln sich die einkernigen Glycogenzellen der Gefässwände in die grossen vielkernigen, die Zahl der letzteren fortwährend vergrössernd.

Am Anfange geschah solches nur in den unmittelbar unter dem Uterinepithel gelegenen Gefässen, jetzt, am 11. Tage, greift diese Verwandlung auch auf die tiefer gelegenen und mit dickeren Scheiden versehenen Gefässe über. Schliesslich können sich selbst jene oben erwähnten, in dem zwischen den Gefässen befindlichen Gewebe zerstreuten Zellen ebenfalls in grosse vielkernige Glycogenzellen verwandeln; andere solche Zellen zerfallen und bilden zusammen mit dem immer noch sichtbaren, atrophischen Drüsenepithel Detritmassen von verschiedenartigem Aussehen.

Das Einwachsen des embryonalen Gewebes in den Placentarwulst dauert nicht lange fort und erreicht bald, eigentlich schon am Ende des 11. Tages, sein Ende; es ist aber nicht möglich, in den mütterlichen Geweben genau die Grenze zu bestimmen, bis zu welcher das erstere vordringt.

Im Allgemeinen kann man annehmen, dass sowohl das Cytoblast als auch das Plasmodiblast dort stehen bleiben, wo die Gefässscheiden am stärksten entwickelt sind und den ganzen Raum zwischen den Gefässen einnehmen, und wo das Endothel der letzteren, welches in den oberflächlichen Gefässen kaum bemerkbar gewesen war, unverändert geblieben ist.

Nachdem das Einwachsen in das mütterliche Gewebe end-

lich aufgehört hat, wird von nunmehr an die weitere Entwickelung der Placenta foetalis oder Ectoplacenta also nur von dem eigenen Wachsthum der die letztere bildenden embryonalen Gewebe abhängen. Dieser, durch das eigene Wachsthum der letzteren gebildete, von den mütterlichen Geweben nur das Blut enthaltende Theil muss auch nur eigentlich Ectoplacenta oder Placenta foetalis genannt werden, während der durch das Einwachsen des embryonalen Gewebes in die Schleimhaut gebildete Theil die von Duval vorgeschlagene Bezeichnung: région intermédiaire, intermediäre Schicht oder Zwischenschicht, in vollem Maasse verdient.

Wenn wir bisher von den die Placenta foetalis bildenden embryonalen Geweben sprachen, so handelte es sich nur um das Ectoderm der Area placentalis, zu welchem höchstens nur noch das spärliche Bindegewebe des parietalen Mittelblattes mitgerechnet werden konnte; in den zwischen den Massen des ectodermalen Plasmodiums befindlichen Hohlräumen circulirt das mütterliche Blut. Hier fehlen also nur noch die foetalen Blutgefässe. Dieselben werden nun der Area placentalis schon am 10. Schwangerschaftstage von der Allantois hinzugeführt und treten mit dem sie begleitenden embryonalen Bindegewebe in das Innere der oben erwähnten, in die Schleimhaut hineindringenden und vom Cytoblast bedeckten Primordialzotten ein, die Axe der letzteren bildend und sie in echte Chorionzotten verwandelnd.

Es wird die Ectoplacenta also von diesem Zeitpunkte an aus einem System von einander parallel verlaufenden, später sich verzweigenden Zotten bestehen; die Axe der letzteren wird von embryonalem Bindegewebe mit Blutgefässen gebildet. Der Ueberzug der Zotten ist das Ectoderm, dessen tiefere, celluläre Schicht, welche früher allein die Primordialzotten gebildet hatte, jetzt unmittelbar auf dem Bindegewebe der Zotte liegt; das ectodermale Plasmodium bildet die äussere Schicht des Zottenüberzuges, geht mittelst zahlreicher Sprossen auf den Ueberzug der benachbarten Zotten über und wird allseitig von dem mütterlichen Blute bespült.

Die Placenta auf der Höhe ihrer Ausbildung.

Der vorliegenden Beschreibung der Placenta auf der Höhe ihrer Ausbildung werde ich eine Placenta von 15 Tagen zu

Grunde legen. Obwohl die Veränderungen des Organs in diesem Zeitpunkte keineswegs aufhören, sondern bis zum Ende der Tragzeit fortlaufen, stellen sie doch in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft nichts principiell neues, sondern vielmehr nur allerhand regressive Vorgänge, welche schliesslich zu der ausgedehntesten Degeneration aller Theile führen, vor.

Bei der Beschreibung werde ich die Placenta in die 3 bereits oben erwähnten Abschnitte eintheilen: 1. die Placenta materna, welche eigentlich die tieferen Schichten des Placentarwulstes, bis zu welchen das embryonale Gewebe nicht vorgedrungen ist, umfasst; die der Muscularis unmittelbar anliegende Schicht derselben wurde von Duval, da sie bei der Geburt nicht abgestossen wird, mit einem besonderen Namen — couche vésiculeuse protectrice ou permanente (l. c. I. p. 598) — bezeichnet; da sie aber in ihrer Structur gar keine Besonderheiten aufweist, so werde ich sie zusammen mit der eigentlichen Placenta materna besprechen; 2. die intermediäre Schicht oder Zwischenschicht, welche die Grenze zwischen der Placenta foetalis und materna bildet, und 3. die Placenta foetalis oder Ectoplacenta.

Wie wir es schon aus der Beschreibung der früheren Stadien wissen, besteht die Placenta foetalis aus einem System von Chorionzotten, welche, einander parallel, senkrecht zur Oberfläche der Placenta materna angeordnet sind. Bei ihrer Entstehung sind sie unverzweigt; wenn sie aber eine gewisse Länge erreicht haben, fangen sie an sich zu verästeln, und zwar geschieht solches hauptsächlich in den oberen, dem Embryo zugekehrten Schichten der Ectoplacenta.

Das die Axe der Zotten bildende zarte embryonale Bindegewebe besteht aus feinen Fasern und spindelförmigen Zellen. Es befindet sich in demselben eine grosse Anzahl von Blutgefässen, deren Capillaren, welche gewöhnlich nur aus einer oder zwei röhrenförmig zusammengerollten Endothelzellen bestehen, stets unmittelbar unter dem Epithel des Zottenüberzuges verlaufen.

Das ectodermale Epithel, welches die Zotten bedeckt, besteht, wie wir es schon früher gesehen haben, aus einer cellulären, tieferen, und aus einer plasmodiumartigen, oberflächlichen Schicht. Wir kennen bereits die Bedeutung der letzteren, des ectodermalen Plasmodiums: es bildet die Hauptmasse der Placenta

foetalis, und in den freien Räumen, welche zwischen den Massen desselben bestehen, circulirt das mütterliche Blut.

Die celluläre, tiefere Schicht, welche niemals mit dem mütterlichen Blute in Contact kommt, hat nur von wenigen Autoren genügende Berücksichtigung gefunden. Von Duval wird sie z. B. in der ausgebildeten Placenta gar nicht erwähnt. Und doch befindet sie sich in der letzteren und bleibt fast bis zum Ende der Tragzeit erhalten. Sie liegt dem Bindegewebe der Zotte eng an; doch stellt sie jetzt kein gut ausgebildetes Cylinderepithel vor, wie solches die Primordialzotten bedeckte: in diesem früheren Zustand bleibt sie nur noch an den Enden der Zotten erhalten; an den übrigen Theilen der letzteren ist sie auf eine Schicht von kleinen Zellen mit hellem, durchsichtigem Protoplasma, spärlichen fuchsinophilen Granulis und einem oder mehreren Kernen, welche sehr oft in mitotischer Theilung begriffen gefunden werden, reducirt. Dem Bindegewebe der Zotten liegen diese Zellen in sehr oft sich unterbrechenden Reihen an; an manchen Stellen sind sie aber doch 2-, selbst 3-schichtig angeordnet.

Die beschriebene Zellschicht wird ihrerseits von dem Plasmodium bedeckt; letzteres unterscheidet sich von der ersteren besonders schön an mit Saffranin-Lichtgrün gefärbten Präparaten durch seine viel dunklere Färbung; nach Hermann's Fixirung ist dabei der Ton mehr grünlichgrau (Fig. 2, *pb*), nach Podwyssotzky's Fixirung mehr röthlichgrau (Fig. 4, 5, 6, *pb*). Die Kerne weisen hier keine Besonderheiten auf und sind im Plasmodium gleichmässig vertheilt. An Altmann'schen Präparaten sind die Zellgrenzen, ebenso wie auch nach anderen Fixirungen, unsichtbar, und das Protoplasma erscheint mit sehr zahlreichen, ziemlich gleichmässig angeordneten, fuchsinophilen Granulis erfüllt. Es sammeln sich die letzteren stets in dichteren Massen um die Kerne herum. Ausserdem enthält das Plasmodium neben den fuchsinophilen Granulis an manchen Stellen noch sehr zahlreiche, feinste Fettgranula und kleine helle Vacuolen.

Wie wir schon früher erfahren haben, erscheinen mütterliches Blut enthaltende Räume in den Plasmodiummassen gleich am Anfange der Bildung der Ectoplacenta; damals waren sie aber noch breit und nicht zahlreich, und es waren auch die spärlichen Primordialzotten weit von einander entfernt.

In der entwickelten Placenta nehmen diese Bluträume selbstverständlich den Zwischenzottenraum ein, haben hier eine mehr in die Länge, der Zottenaxe parallel ausgezogene Form und sind durch dicke, kernhaltige, protoplasmatische Stränge, welche die plasmodialen Ueberzüge zweier benachbarter Zotten verbinden, von einander abgegrenzt.

Mit dem weiteren Verlaufe der Schwangerschaft verändern sich aber die geschilderten Verhältnisse der Zotten der Placenta foetalis immer mehr und mehr. Diese Veränderungen sind sehr ausführlich von Duval (l. c.) beschrieben, deswegen brauche ich sie hier nur oberflächlich zu berühren.

Sie sind sämmtlich auf die Vervollkommnung der Wechselbeziehungen zwischen dem foetalen und dem mütterlichen Blute gerichtet und bestehen aus der immer stärker sich entwickelnden Verästelung der Zotten einerseits und aus der fortschreitenden Verdünnung und schliesslich vollständigen Atrophie der beiden Schichten des ectodermalen Zottenüberzuges andererseits.

Wenn wir jetzt, die Structur der Placenta foetalis im Allgemeinen kennend, ihren tieferen, der Zwischenschicht näherliegenden Theil genauer untersuchen werden, so werden wir sofort bemerken, dass sich dieses Gebiet in manchen Beziehungen von den übrigen mehr oberflächlich gelegenen Theilen der Ectoplacenta unterscheidet. In den letzteren verzweigen sich die Zotten stark und es erfährt das diese Zotten umhüllende ectodermale Plasmodium im Laufe der Zeit eine immer fortschreitende Atrophie. In den tieferen Theilen der Ectoplacenta verästeln sich die Zotten viel weniger, und sind hier deshalb die zwischen den letzteren gelegenen Plasmodiummassen mit ihren mütterlichen Bluträumen viel stärker entwickelt (Fig. 4, *pb*). Auch weicht hier die Structur und die Anordnung dieser Massen etwas von dem oben beschriebenen ab. Das Plasmodium bildet hier viel zahlreichere, sehr dicke Stränge und Balken, deren Protoplasma in eigenthümlicher Weise parallel gestrichelt ist (Fig. 5 u. 6, *pb*); ausserdem sind hier die Zellgrenzen, an manchen Stellen wenigstens, deutlich sichtbar, so dass das ectodermale Plasmodium hier in einzelne, gewöhnlich mehrkernige Zellen differencirt erscheint. Die Kerne sind nicht rund, sondern eckig, oft in die Länge gezogen und bilden kleine Gruppen von 5—8

Stück (Fig. 4, *x*), in welchen sie alle mit ihren Längsdurchmessern der Strichelung des Protoplasmas parallel angeordnet sind.

Das embryonale Bindegewebe der Zotten ist in dem Abschnitte, welchen wir jetzt beschreiben, reichlicher entwickelt, als in den oberen Theilen der Ectoplacenta; dasselbe kann in vollem Maasse auch für die celluläre Ectoblastschicht gelten; hier bildet die letztere eine ununterbrochene Reihe von hellen, dicht aneinander gelagerten Zellen (Fig. 4, *cb* bei *z*), welche in der Richtung nach dem Ende der Zotte, also nach der Zwischenschicht der Placenta hin, noch immer grösser und zahlreicher werden (Fig. 4).

Diese Zwischenschicht der Placenta, zu deren Beschreibung wir jetzt übergehen müssen, da ja auch das Zottenende schon hierher gehört, hat einen sehr complicirten Bau. Das foetale Gewebe einer-, und das mütterliche andererseits sind in der Zwischenschicht auf die complicirteste Weise mit einander vermischt, und in der Literatur vermissen wir eine genauere Beschreibung ihrer Wechselverhältnisse fast vollständig.

Duval beschreibt die Grenze zwischen dem ectodermalen Plasmodium und dem mütterlichen Gewebe als eine annähernd wellenförmige Linie, und nennt dieselbe lame limitante ectoplacentaire oder arcades limitantes (l. c. I, p. 608). Diese Beschreibung ist aber zu schematisch und giebt keine Vorstellung von dem wirklichen Thatbestande.

Wir haben gesehen, dass das Ectoderm der Area placentalis, in das mütterliche Gewebe einwachsend, ein verschiedenes Aussehen darbietet, je nachdem es einfach in die Schleimhaut eindringt, oder die mütterlichen Blutgefässe umwächst. In den Stellen ersterer Art geschieht das Wachsthum in Form von Primordialzotten, welche später, embryonale Blutgefässe und Bindegewebe erhaltend, in echte Zotten sich verwandeln. In den Stellen letzterer Art, wo das Ectoderm vom mütterlichen Blute bespült wird und die aus mehrkernigen Glycogenzellen bestehenden Gefässwandungen allmählich bekleidet, besitzt es die Structur eines Plasmodiums. Als Endresultat dieses Processes des Einwachsens von foetalem Gewebe in das mütterliche erscheint eben die Zwischenschicht mit ihrer complicirten Structur. Die vom foetalen Epithel bedeckten Zottenenden kommen hier an das mütterliche Gewebe heran, und die hier verlaufenden, mütter-

liches Blut führenden Räume, welche die intervillösen Bluträume der Ectoplacenta einer-, und die Bluträume der Placenta materna andererseits vereinigen, sind ebenfalls von dem ectodermalen Plasmodium bekleidet. Doch ist dabei die folgende Thatsache hervorzuheben: wenn das ectodermale Plasmodium noch am Anfange der Placentabildung in die Schleimhaut eindringt, und sich über die ihm im Wege stehenden mehrkernigen Glycogenzellen ausbreitet, werden die letzteren dabei sehr oft einzeln, oder in ganzen vielzelligen Gruppen von dem Plasmodium allseitig umwachsen, und verlieren auf solche Weise die Verbindung mit den übrigen Glycogenzellen.

Auf solche Weise erscheinen also verschieden grosse Haufen von vielkernigen Glycogenzellen ganz isolirt von dem übrigen mütterlichen Gewebe in der foetalen Plasmodiummasse der Zwischenschicht eingeschlossen (Fig. 4, *Gz'*). Diese, von dem foetalen Gewebe von allen Seiten umringten Gruppen sind es eben, welche der intermediären Zone ihr charakteristisches Gepräge verleihen. Sie sind von sehr verschiedener Grösse und können sowohl aus sehr zahlreichen Glycogenzellen (Fig. 4), als auch aus wenigen, selbst aus einer einzigen (Fig. 4, *m*) solchen Zelle bestehen. An manchen Stellen sind die Glycogenzellengruppen aber nicht vollständig von dem ectodermalen Plasmodium umwachsen, und in die Masse des letzteren tief hineinragend, setzen sie sich dann in die oberflächliche, aus mehrkernigen Glycogenzellen bestehende Schicht der Placenta materna unmittelbar fort.

Allseitig von dem ectodermalen Plasmodium umringt erhalten sich die Glycogenzellengruppen nicht unverändert in dem weiteren Verlaufe der Schwangerschaft. Sie atrophiren und werden allmählich von der Peripherie zum Centrum hin resorbirt, wobei ihr Glycogen wahrscheinlich der Ernährung des foetalen Gewebes dienen soll. Die an der Peripherie gelegenen, vom Plasmodium direkt berührten Zellen verkleinern sich, und zwar geschieht solches hauptsächlich auf Kosten der Verminderung ihres Glycogengehaltes (Fig. 4, *y*). Das um die Kerne gelegene Protoplasma gewinnt hingegen an Umfang, da die nach der Membran hin ausstrahlenden Ausläufer dabei wieder eingezogen werden; zugleich bilden sich im Zellkörper auch zahlreiche Fettgranula. In vielen Stellen wird die Membran der Glycogenzelle,

wie es besonders deutlich an den dünnen Altmann'schen Präparaten hervortritt, an der vom Plasmodium berührten Seite nicht mehr sichtbar, und dann gelangt das Protoplasma der ersteren mitsammt den fuchsinophilen Granulis und den Kernen in unmittelbare Berührung mit dem letzteren, um später mit der Masse des Plasmodiums vollkommen zu verschmelzen; da die Kerne der Glycogenzelle ebenso wie ihre fuchsinophilen Granula den Kernen und Granulis des Plasmodiums selbst vollkommen ähnlich sind, so können sie dabei von den letzteren gar nicht mehr unterschieden werden; vermuthlich zerfallen sie im Laufe der Zeit ebenfalls. Es muss noch hinzugefügt werden, dass zwischen den auf die beschriebene Weise atrophirenden Glycogenzellen und den sie umringenden Plasmodiummassen oft Anhäufungen einer besonderen Substanz bemerkbar werden; diese homogene, wahrscheinlich halbflüssige Substanz, welche offenbar als ein Produkt der Degeneration der Glycogenzellen aufgefasst werden muss, erscheint in der Form von Massen, welche zwischen den Zellen wie ein erstarrtes Exsudat liegen, deren Form durch die Gestaltung der intercellulären Räume bedingt wird und welche bei Saffranin-Lichtgrünfärbung intensiv grün tingirt werden (Fig. 4 *r*).

Die Degenerationserscheinungen sind jedoch nicht nur auf die isolirten Glycogenzellenhaufen beschränkt; sie verlaufen auch in den Zellenhaufen, welche, wie oben erwähnt, noch in Verbindung mit der übrigen Masse des Glycogengewebes geblieben sind und nur von der einen Seite mit dem Plasmodium in Berührung kommen.

Das soeben beschriebene Verhalten des ectodermalen Plasmodiums zu den mütterlichen glycogenen Zellen wird noch dadurch vervollständigt, dass zu allen den vom Plasmodium umwachsenen und allmählich degenerirenden Glycogenzellengruppen, sowie auch zu der Oberfläche des Glycogengewebes der oberen Schicht der Placenta materna die Enden der Zotten herankommen. Dabei schmiegen sich die letzteren, sich oft gabelförmig theilend, der Oberfläche des Glycogengewebes und besonders der isolirten Glycogenzellenhaufen eng an (Fig. 4). Schon früher habe ich bemerkt, dass nach dem Zottenende hin die celluläre Schicht des Zottenüberzuges stets an Deutlichkeit und Zellenreichthum gewinnt. Das Zottenende selbst, welches das glycogene Gewebe berührt, ist aber schon von echtem, wohlausgebildetem Cylinder-

epithel, wie solches die Primordialzotten bildet, bekleidet (Fig. 4, *cb*). In solchem wohlausgebildeten Zustande bleibt also die cellulăre Schicht in der entwickelten Placenta nur an den Enden der Zotten. Die epithelialen Zellen sind hier in reger mitotischer Theilung begriffen (Fig. 4, in der Mitte d. Zeichn.), während die ihnen unmittelbar anliegenden Glycogenzellen alle die beschriebenen atrophischen Erscheinungen aufweisen.

Es taucht bei der Erwägung des Beschriebenen unwillkürlich der Gedanke auf, dass die vom embryonalen Gewebe umwachsenen Glycogenzellenmassen in derErnährung des ersteren eine wichtige Rolle zu spielen haben, und dass an sie, wie an besondere Nahrungspunkte foetales Blut führende Zotten herankommen.

Als Ergänzung zu dem bisher Gesagten sei hier noch nachträglich bemerkt, dass in der Ectoplacenta selbst, manchmal in sehr grosser Entfernung von der Zwischenschicht, zwischen den Massen des ectoplacentalen Plasmodiums entweder ganz vereinzelte vielkernige Glycogenzellen oder selbst kleine Gruppen von solchen vorkommen; solche verirrte Glycogenzellen verkleinern sich ebenfalls allmählich, verfallen der fettigen Degeneration und atrophiren schliesslich vollständig. Ihre Entstehung muss man wohl dadurch erklären, dass sie, von dem ectoplacentalen Plasmodium am Anfange der Bildung der Placenta umwachsen und dadurch von dem mütterlichen Gewebe isolirt, später bei dem selbstständigen Wachsthum der Ectoplacenta weit von ihrem Entstehungsorte entfernt wurden.

Die beschriebenen Wechselbeziehungen zwischen den foetalen und mütterlichen Geweben in der Zwischenschicht haben nur bei Ulesko-Stroganowa (16) eine kurze Erwähnung gefunden. Sie hält aber, wie bereits gesagt, die mehrkernigen Glycogenzellen für veränderte Ectodermzellen der cellulären Schicht des Zottenüberzuges. Die isolirten Gruppen von Glycogenzellen beschreibt sie als „durchsichtige Gewebsparthien zwischen den Zotten" (l. c. p. 232) und vergleicht dieselben mit den Zellknoten von Langhans in der Menschenplacenta. Zu dem hierüber bereits gesagten muss ich jetzt nur noch hinzufügen, dass ich das Vorkommen von verschiedenen, an der Peripherie der glycogenen Zellhaufen sich befindenden, Uebergangsformen zwischen glycogenhaltigen und glycogenfreien Zellen durchaus nicht leugne; ich

kann ihnen aber nur die Bedeutung einer Degeneration der Glycogenzellen, nicht aber einer Verwandlung der Cytoblastzellen in mehrkernige Glycogenzellen beimessen.

Jetzt werde ich zu der Beschreibung der Placenta materna übergehen und die bemerkenswerthen Besonderheiten der die mütterlichen Bluträume der Zwischenschicht bekleidenden Elemente vorerst ohne Berücksichtigung lassen.

Schon am neunten Tage der Tragzeit besteht die Placenta materna in ihrem ganzen Umfange aus verschiedenartig gewundenen und verästelten Bluträumen, welche erweiterte und bis zur Unkenntlichkeit veränderte Capillaren der Mucosa vorstellen, und von dicken, aus dicht aneinander gelagerten einkernigen Glycogenzellen bestehenden Gefässscheiden umhüllt sind. Das spärliche, atrophische Gewebe, welches sich zwischen den Gefässscheiden befunden hatte, ist in der Placenta von 15 Tagen an vielen Stellen vollständig resorbirt und geschwunden, so dass die benachbarten Gefässscheiden verschmelzen und unmittelbar, ohne jede Grenze in einander übergehen; das ganze Gewebe der Placenta materna besteht hier also aus ununterbrochenen Massen von einkernigen Glycogenzellen und aus breiten Bluträumen.

Die Struktur des glycogenen Gewebes der Placenta materna wurde schon früher beschrieben; jetzt, in der Mitte der Schwangerschaft, sind die Kerne der Glycogenzellen mit dem sie umgebenden Protoplasmahofe etwas grösser als früher (Fig. 8, *Gz*); desgleichen sind auch die das Reticulum bildenden Zellenausläufer, besonders die zwischen den Zellen gelegenen, viel dicker geworden (Fig. 8, *m*). Dank der bedeutenden Glycogenanhäufung sind die einzelnen Zellen viel weiter als früher auseinander geschoben und scheint das Gewebe deswegen viel ärmer an Zellen zu sein.

Doch sind die Gefässscheiden nicht überall in continuirliche Massen von Glycogengewebe verschmolzen: an vielen Stellen sind die zwischen ihnen sich befindenden Zwischenräume im Gegentheil stark vergrössert. Dieser Umstand hängt einfach davon ab, dass hier nicht nur das zwischen den Gefässscheiden gelegene Gewebe, sondern auch die Gefässscheiden selbst allmählich, von der Peripherie nach dem Centrum hin der Degeneration anheimfallen. Die einkernigen, sowie auch die mehrkernigen, den oberflächlichen Schichten der Placenta materna angehörigen Glycogen-

zellen verlieren allmählich ihr Glycogen, während der den Kern umgebende Protoplasmahof sich anfangs noch vergrössert. Die im letzteren befindlichen fuchsinophilen Granula sind in den atrophirenden Zellen undeutlich conturirt, färben sich schwächer als normal, und fliessen oft, blassrothe Granula oder Tropfen bedeutender Grösse bildend, zusammen. Schliesslich werden sie ganz unsichtbar. Je weiter die Degeneration vorschreitet, desto stärker verkleinert sich der Umfang der Glycogenzellen, und es verwandeln sich die letzteren schliesslich in kleine, homogene Schollen, welche sich mit Saffranin-Lichtgrün graugrünlich färben, geschrumpfte, ebenfalls homogene Kernreste und zahlreiche Fettgranula enthalten und schliesslich endgültig in feinkörniges Detrit zerfallen. Auf die beschriebene Weise bilden sich zwischen den noch intacten Massen des Glycogengewebes umfangreiche Detritanhäufungen, welche, wie es schon Duval beschrieben hatte, fortwährend bis zum Ende der Schwangerschaft an Ausdehnung gewinnen.

Es wurde von mir oft erwähnt, dass in den oberflächlichen, der Zwischenschicht anliegenden Theilen der Placenta materna das mütterliche Gewebe nicht aus einkernigen, sondern aus mehrkernigen Glycogenzellen besteht. Diese beiden Arten von Zellen sind, wie gesagt, ihrem Ursprunge nach durchaus einander gleichwerthig; wie die einkernigen Glycogenzellen in den tieferen Theilen der Placenta materna typische Gefässscheiden bilden, so thun es eigentlich auch die mehrkernigen in den oberen Theilen derselben und in der Zwischenschicht; da die mehrkernigen Zellen aber nur in der Nähe der embryonalen Gewebe, welche das histologische Bild sehr complicirt machen, erscheinen, so kann man schon a priori nicht erwarten, die Blutgefässe der Zwischenschicht und der oberflächlichen Theile der Placenta materna von regelmässigen, auf dem Querschnitte kreisrunden, aus mehrkernigen Glycogenzellen bestehenden Scheiden umhüllt zu finden. Es bilden hier diese Zellen nur grosse Anhäufungen von unregelmässiger Form, welche um die Bluträume herum angeordnet sind und, an ihrer Peripherie allmählich zerfallend, ebenfalls grosse Detritmassen bilden.

Die Gefässe der Placenta materna stellen Capillaren der Mucosa vor, welche im Laufe der Schwangerschaft sich stark verändert haben. In der Mitte der Schwangerschaft sind es sehr

breite Bluträume von sehr mannigfaltiger, unregelmässiger Form, mit zahlreichen Vorsprüngen und tiefen Ausbuchtungen und Ecken an den Wandungen. Sie führen das mütterliche Blut der Ectoplacenta zu und communiciren also einerseits mit den intervillösen mütterlichen Bluträumen der letzteren, andererseits mit den Gefässen der Muscularis. Ihre Wandungen sind von den Gefässscheiden gebildet.

Diese Wandungen sind nun an ihrer inneren Oberfläche von ganz eigenthümlichen, merkwürdigen zelligen Elementen bekleidet, welche wir nach Duval „endovasculäres Plasmodium", couche plasmodiale endovasculaire (l. c. I. p. 601) nennen, und im Nachfolgenden ausführlich beschreiben werden. Diese dicke endovasculäre Schicht besteht aus Zellen von verschiedener, gewöhnlich bedeutender Grösse, deren Grenzen stets mit genügender Schärfe zu sehen sind (Fig. 7 und 8); es erhellt daraus, dass die Bezeichnung „endovasculäres Plasmodium" eigentlich etwas unpassend ist, und dass der Umstand, dass die meisten Autoren die Zellgrenzen hier nicht gesehen hatten, wahrscheinlich von der Unvollkommenheit der angewendeten Technik abhängt.

Die Zellen haben gewöhnlich eine verlängerte Form, manchmal sind sie aber auch rundlich und besitzen einen, 2 oder höchstens 3 Kerne; sie sind gewöhnlich in 2 oder 3 Schichten angeordnet, wobei die Zellen der tieferen, dem glycogenen Gewebe anliegenden Schichten eine polygonale oder rundliche, die das Lumen begrenzenden, oberflächlicher gelegenen und sich mit Saffranin-Lichtgrün viel dunkler färbenden eine mehr platte Form besitzen (Fig. 7). In anderen Stellen giebt es nur eine einzige Schicht von Zellen, die dabei gewöhnlich (aber nicht immer) von bedeutender Grösse und Dicke erscheinen (Fig. 8). In den tieferen Ausbuchtungen und Ecken der Bluträume sind endlich die Zellen sehr oft mehrschichtig, manchmal sogar in grossen Haufen angeordnet. Oft ragen die Zellen dabei in das Lumen als grosse, halbkugelige Auswüchse hinein, doch habe ich eine völlige Lostrennung und ein Freiwerden dieser Auswüchse bisher noch niemals constatiren können.

Das Protoplasma der Zellen ist fast homogen, nur selten erscheint es dort, wo es an das Blut grenzt, etwas aufgefasert. An Altmann'schen Präparaten sieht man schöne, kugelförmige, rosenrothe, fuchsinophile Granula, welche im Zellleibe

einzeln oder in kleinen Gruppen in ziemlich spärlicher Anzahl vertheilt sind (Fig. 7, *S*). Neben dem Kerne sammeln sich dieselben stets zu einem grossen, dichten Haufen zusammen.

Die Kerne des endovasculären Plasmodiums sind im allgemeinen der Form der Zelle angepasst, so dass sie in platten Zellen in die Länge gezogen sind, in den polygonalen aber eine mehr oder weniger kugelige Form besitzen; sie sind sehr reich an Chromatin, welches in Form von kleinen Körnchen an den Fäden ihres Liningerüstes angeordnet ist und enthalten stets 1 oder 2 grosse Nucleolen. Nur selten erscheint die Oberfläche der Kerne vollkommen eben: gewöhnlich ist sie mit zahlreichen, tiefen, furchenartigen Einsenkungen versehen; manchmal entwickeln sich dieselben so stark, dass sie eine echte Fragmentation des Kernes bewirken, wobei von der Hauptmasse des letzteren sich kleine Theilchen loslösen (Fig. 8, *a*). Ausser dieser Erscheinung, welche übrigens wohl nur als ein Vorgang degenerativen Charakters aufzufassen ist, trifft man in den Zellen des endovasculären Plasmodiums während des ganzen Verlaufes der Schwangerschaft oft auch Mitosen. An einigen Orten sind die letzteren in grossen Mengen vorhanden, und fallen wegen ihrer Grösse sofort in die Augen; unter ihnen giebt es zahlreiche Kerntheilungsfiguren von pluripolarem Typus.

In hohem Grade bemerkenswerth erscheint das Verhalten des beschriebenen endovasculären Plasmodiums der Placenta materna zu den Elementen des mütterlichen Blutes, welches das Plasmodium bespült.

Wenn man die Aufmerksamkeit auf den Inhalt der Blutgefässe des Placentarwulstes, zu der Zeit, wo das Ectoderm nur noch eben in das mütterliche Gewebe einzuwachsen beginnt, also z. B. am 8. oder 9. Tage, richtet, kann man schon bemerken, dass das in diesen sich immer mehr erweiternden Bluträumen enthaltene Blut an Leukocyten äusserst reich ist. Vorerst liegen die letzteren noch einfach im Lumen, zusammen mit den rothen Blutkörperchen; allmählich entwickeln sich aber jene Erscheinungen, welche wir im Folgenden beschreiben werden und welche in der ausgebildeten Placenta eine merkwürdige Ausdehnung erreichen.

Ebenso wie am Anfange der Schwangerschaft sehen wir in den weiten Bluträumen der ausgebildeten Placenta materna colos-

sale Mengen von Leukocyten, welche fast sämmtlich zu den polymorphkernigen gehören; Lymphocyten sind unter ihnen nur in beschränkter Zahl vorhanden. Die eosinophilen Leukocyten spielen in dem Process, welchen ich jetzt beschreiben werde, gar keine Rolle. Die Leukocyten liegen aber nicht alle frei in dem Lumen: grosse Mengen von ihnen haften an der Oberfläche des endovasculären Plasmodiums. An einigen Stellen befinden sich in dieser Lage einzelne Leukocyten, an anderen sind die letzteren hingegen in ganzen übereinander liegenden Reihen angeordnet (Fig. 11, *Lkc*), und bilden auf solche Weise Haufen von bedeutender Grösse. Besonders oft umlagern sie in dichten Schwärmen die in das Lumen weit hervorragenden Plasmodiumzellen. In den Stellen, wo die Leukocyten auf der Oberfläche des Plasmodiums gelagert erscheinen, ist es fast stets möglich zu sehen, wie einige von ihnen, wahrscheinlich mittelst activer Bewegungen, in den Leib der Plasmodiumzelle eindringen (Fig. 7 und 8, *Lkc*). Wenn sie dann innerhalb der letzteren liegen, weisen sie zuerst noch keinerlei weitere Veränderungen auf; ihr Zellleib ist von Granulis, welche durch das Lichtgrün grünlich gefärbt werden und wahrscheinlich der neutrophilen Granulation entsprechen, dicht erfüllt und scharf conturirt, da sich zwischen demselben und dem Protoplasma der grossen Zelle ein enger heller Hof gebildet hat (Fig. 8, *Lkc*). Oft dringen solche eingewanderte Leukocyten bis dicht an den Kern der grossen Zelle hinein, und liegen dann in besonderen Einsenkungen der Kernoberfläche.

Allmählich fangen sich aber an den eingewanderten Leukocyten regressive Vorgänge abzuspielen. Die scharfen Grenzen ihres Protoplasmas werden undeutlich; letzteres wird aufgelöst und fliesst mit dem Protoplasma der Plasmodiumzelle zusammen. Dann erscheint der polymorphe Leukocytenkern in dem Zellleibe der letzteren frei liegend (Fig. 8) und degenerirt ebenfalls. Die feinen Fäden, welche seine einzelnen Theile verbunden hatten, werden aufgelöst, das Chromatingerüst der letzteren wird immer dichter, die einzelnen Chromatintheilchen fliessen zusammen und so verwandelt sich der Kern in eine Gruppe von geschrumpften, homogenen, glänzenden Chromatinstückchen (Fig. 8, *Lkc'*), welche ihrerseits auf noch kleinere Körnchen zerfallen (Fig. 8, *Lkc''*) um schliesslich gänzlich aufgelöst zu werden. Wenn viele Leukocyten alle beschriebene Veränderungen dicht beisammen blei-

bend durchmachen, dann erscheint in dem Leibe der grossen Zelle, gewöhnlich dicht neben dem Kerne gelegen, ein grosser Haufen von eckigen Chromatinbrocken; oft liegen einige von diesen Brocken in besonderen Vertiefungen der Kernoberfläche (Fig. 8, *Lkc'*).

Oft bildet sich in der Zellsubstanz einer Plasmodiumzelle eine grosse Vacuole, welche mit sowohl noch unveränderten, als auch schon zerfallenden Leukocyten dicht erfüllt ist (Fig. 8, *v*, *v'*, *v''*). Der Kern der grossen Zelle besitzt dabei gewöhnlich eine halbmondförmige Gestalt (Fig. 8, *v*) und liegt mit der concaven Seite der Oberfläche der Vacuole an. Im Laufe der Zeit verdichtet sich der zerfallende Inhalt solcher Vacuolen immer mehr und mehr, wobei zuerst die Conturen der einzelnen Leukocyten noch deutlich bemerkbar bleiben (Fig. 8, *v*). Später schrumpft derselbe noch stärker zusammen, und jetzt erhält man als Endresultat eine in der Plasmodiumzelle gelegene, stark sich färbende, fast homogene Scholle von mannigfaltiger Grösse und Form. Die die Scholle enthaltende grosse Zelle kann im Laufe der Zeit ebenfalls der Atrophie verfallen.

Die beschriebenen Erscheinungen sind besonders bequem an lege artis dargestellten Altmann'schen Präparaten zu studiren. Die den Leukocytenleib erfüllenden Granula glänzen hier in einem schönen, tiefen Roth (Fig. 7, *Lkc*) und sind daher immer von den rosenrothen Granulis der Plasmodiumzellen (Fig. 7, *S*) leicht zu unterscheiden.

Wenn die immigrirten Leukocyten zu zerfallen beginnen, so fangen ihre dunkelrothen Granula, welche im normalen Zustande in Form eines dichten kugelförmigen Haufens um die ungefärbt bleibenden Kerne angeordnet sind, allmählich sich auseinanderzuschieben, in die Seiten zu weichen und erscheinen dann zwischen den rosenrothen Körnchen der Plasmodiumzellen zerstreut (Fig. 7 *Lkc'*). Da diese Granula an der Grenze des Sichtbaren stehen, so ist es unmöglich zu entscheiden, was ihr weiteres Schicksal sei; vermuthlich werden sie aufgelöst, da sie schliesslich unsichtbar werden. Es ist von Interesse, dass die Leukocytenkerne, welche im normalen Zustande sich nach Altmann nicht färben, bei den beschriebenen Degenerationserscheinungen allmählich die Fähigkeit erhalten sich ebenso intensiv wie die Leukocytengranula zu färben; sie erscheinen dann als grosse, eckige, dunkel-

rothe Körnchen, welche, dem oben Gesagten gemäss, allmählich zerfallen (Fig. 7, *Lkc'*).

Die einwandernden Leukocyten bleiben oft, besonders an den Stellen, wo das Plasmodium dünn ist, in dem letzteren nicht stehen. Sie wandern weiter in das Gewebe, auf welchem das Plasmodium liegt, hinein, also in die einkernigen, resp., wenn es sich um der Oberfläche der Placenta materna näher gelegene Abschnitte handelt, in die mehrkernigen Glycogenzellen.

In dem Zellleibe der Glycogenzelle liegend (Fig. 7, *x*) machen sie alle die beschriebenen Degenerationsveränderungen durch und geben hier dadurch besonders oft grossen, intensiv sich färbenden, glänzenden, kugelförmigen Granulis Ursprung.

Folgendes muss ich noch erwähnen: ausser den Leukocyten erscheinen in dem Protoplasma der Plasmodiumzelle oft noch rothe Blutkörperchen eingeschlossen (Fig. 5 und 6, *Bk'*); selten liegen sie hier einzeln; öfter werden Gruppen von 5—10 oder mehr Stück gefunden. Allmählich degenerirend, bilden diese Erythrocytengruppen ebenfalls intensiv sich färbende Schollen. Besonders schön sind diese Erythrocyten in dem Plasmodium an mit dem Biondi-Heidenhain'schen Gemisch gefärbten Sublimatpräparaten zu beobachten: sie treten mit ihrer dunklen Orangefärbung in dem hellrosenrothen Protoplasma der sie enthaltenden Zelle auf das deutlichste hervor. Auf welche Weise die Erythrocyten aus dem Blute in die Zellen des endovasculären Plasmodiums gelangen, darüber kann ich leider keine Auskunft geben.

Trotz ihrer Auffallenheit finden die geschilderten Verhältnisse der endovasculären Zellschicht der Placenta materna in der Literatur fast gar keine Erwähnung. Duval berücksichtigt sie gar nicht und nur bei J. Masius (l. c.) und Minot (l. c.) finden sich einige Angaben darüber. Uebrigens fassen sie den Vorgang ganz anders auf, als ich ihn nach meinen Befunden betrachten muss. Masius spricht dort, wo ich Fragmentirung der Kerne sehe, von der Entstehung grosser Kerne aus zusammentretenden kleineren (l. c. p. 112), und wo meiner Meinung nach Immigration von Leukocyten und Degeneration derselben in der endovasculären Schicht vorliegt, — von der Degeneration der Kerne des Endothels und von der Ausscheidung der Zerfallsprodukte in das Gefässlumen (p. 113). Die zahlreichen Leukocyten, welche dieser Autor in den Geweben der Placenta materna ge-

sehen hatte, hält er für Elemente sui generis. Minot äussert sich über den uns interessirenden Vorgang mit folgenden Worten: „dass von den inneren Enden der Endothelzellen kleine helle Massen sich ablösen und im Lumen der Gefässe als eigenartige Spherulae sofort ins Auge springen.“ Er schliesst sich darin also vollkommen Masius an. Ausserdem finden wir auch noch bei Ulesko Stroganowa die blosse Angabe (16, p. 227), dass die Leukocyten sich zuweilen in den Endothelzellen anhäufen können.

Ausser den beschriebenen Beziehungen des endovasculären Plasmodiums zu den Blutzellen tritt in der entwickelten Placenta noch eine Besonderheit desselben hervor. Die Grenze zwischen dem Plasmodium und den ein-, resp. mehrkernigen Glycogenzellen, auf welchen es gelegen ist, erscheint nur selten als eine gerade Linie: es dringen von den tiefer gelegenen Zellen der endovasculären Schicht dicke, protoplasmatische Auswüchse zwischen die Zellen des glycogenen Gewebes ein; anders könnte man sagen, dass die glycogenen Zellen selbst in die Masse des Plasmodiums wachsen, und in Form von grossen, kuppelförmigen Erhebungen in das Lumen der Bluträume hineinragen, wobei die hier gelegene endovasculäre Schicht stark verdünnt erscheint; doch wird man den durch so grosse Glycogenmassen belasteten, so wenig Protoplasma besitzenden Zellen schwerlich solches zuschreiben können, und es wird also der Wahrheit näher kommen, wenn wir auf der ersteren Erklärung stehen bleiben werden. Die protoplasmatischen Zellauswüchse dringen zwischen die Glycogenzellen immer tiefer und tiefer ein (Fig. 7 bei *y*), umschliessen dann die letzteren einzeln oder in ganzen Gruppen und isoliren dieselben auf solche Weise von der übrigen Masse des glycogenen Gewebes. Dann erscheinen einzelne Glycogenzellen oder Gruppen von solchen allseitig von dem endovasculären Plasmodium umwachsen, und manchmal sogar in dem Leibe einer einzigen grossen Plasmodiumzelle eingeschlossen (Fig. 9). Sie verlieren dabei allmählich ihr Glycogen, in ihrem Protoplasma häufen sich zahlreiche eckige Fettgranula an, die Kerne färben sich schwach und schliesslich bekommen wir eine unregelmässig geformte Detritmasse mit zahlreichen Fetttröpfchen und Resten von degenerirten Kernen. Die die degenerirenden Glycogenzellen enthaltenden grossen Zellen des endovasculären Plasmodiums erscheinen selbst in vielen Fällen

atrophisch: der Kern nimmt eine sichelförmige Gestalt an, plattet sich stark ab (Fig. 9) und verdünnt sich allmählich ebenso wie das ihn umgebende Protoplasma.

Ich muss ausserdem noch bemerken, dass man an manchen Stellen in dem Glycogengewebe, besonders dort, wo dasselbe aus mehrkernigen Zellen besteht, in einiger Entfernung von dem endovasculären Plasmodium und von der degenerirenden Peripherie der Gefässscheide, mitten unter gewöhnlichen Glycogenzellen solche antreffen kann, welche ihr Glycogen augenscheinlich eingebüsst haben, dafür aber sehr reich an Protoplasma sind, hypertrophische chromatinreiche Kerne besitzen und zahlreiche Fettgranula in der Zellsubstanz aufweisen. Die Bedeutung dieser Zellen ist vollkommen räthselhaft; man kann selbst nicht entscheiden, ob es progressive oder regressive Zellformen sind.

Was ist denn eigentlich das endovasculäre Plasmodium und welche Bedeutung haben die beschriebenen Erscheinungen der Einwanderung und der Degeneration von Elementen des mütterlichen Blutes in demselben?

Da die Bluträume der Placenta materna einer-, und die intervillösen mütterlichen Bluträume der Ectoplacenta andererseits mit einander communiciren, so erscheint die Frage: wo existirt denn die Grenze zwischen dem Endothel, welches vor der Schwangerschaft die ersten bekleidete, und jenem Plasmodium ectodermalen Ursprungs, welches die letzteren begrenzt? Die Mehrzahl der Autoren, wie z. B. Masius, Minot und Andere sind der Meinung, dass diese Grenze zwischen der Placenta foetalis und Placenta materna, also in der Zwischenschicht liegt, dass also in der Placenta materna nichts von den foetalen Geweben existirt und das demgemäss das endovasculäre Plasmodium einfach modificirtes Capillarendothel vorstellt. Anders Duval: nach ihm soll die tiefe Schicht des die Placenta foetalis bildenden ectodermalen Plasmodiums (4, I p. 599; 5) am 11. und 12. Schwangerschaftstage in die Gefässe, zuerst der intermediären Schicht, dann der eigentlichen mütterlichen Placenta hineinwachsen und das Endothel derselben substituiren. Dabei soll sich dieses Plasmodium auf alle diejenigen Theile der Placenta materna verbreiten, welche bei der Geburt abgestossen werden, also bis zu der couche vésiculeuse protectrice ou permanente. Nach Duval ist also das endovasculäre Plasmodium ein Derivat

des foetalen ectodermalen Epithels, welches, auf dem mütterlichen Glycogengewebe liegend, die mütterlichen Bluträume anstatt des Endothels bekleidet.

Von diesem Standpunkte Duval's betrachtet könnten die beschriebenen räthselhaften Beziehungen der Leukocyten zu dem endovasculären Plasmodium eine besondere Bedeutung gewinnen. Wenn es sich wirklich herausstellen würde, dass letzteres foetalen Ursprungs sei, so könnte man die Einwanderung und Degeneration der Leukocyten gewissermaassen als eine Reaction des mütterlichen Organismus gegen den in den letzteren eingedrungenen Fremdkörper, den Embryo, betrachten.

Ich muss jedoch gestehen, dass die angeführte Ansicht Duval's, für das Kaninchen wenigstens, meiner Meinung nach nicht haltbar ist. Ich sehe das endovasculäre Plasmodium als modificirtes Endothel an.

Wenn das ectoplacentale Plasmodium wirklich in die Gefässe der Placenta materna einwachsen würde, so müsste jedenfalls die Verdickung der die letzteren bekleidenden Zellschicht in der Richtung von der Placenta foetalis nach der Placenta materna erfolgen, und müsste dabei auch die Atrophie des Endothels sichtbar sein. Wir haben aber gesehen, dass das Endothel der Blutgefässe des Placentarwulstes nur in den oberflächlichsten Schichten des letzteren, in der künftigen Zwischenschicht, verschwindet, dass aber in der eigentlichen Placenta materna am 9. und 10. Tage das Endothel gar keine atrophischen Erscheinungen darbietet; hier sind in demselben hingegen oft Mitosen zu sehen und von dem 11. oder 12. Tage an hypertrophirt es in allen Gebieten der Placenta materna zugleich, wobei sich schon jetzt an vielen Stellen die Immigration der Leukocyten bemerkbar macht.

Duval gibt an (l. c. II p. 3, 4), dass er an seinen in toto fixirten Präparaten die Grenze zwischen dem endovasculären Plasmodium und dem früheren Endothel der Gefässe nicht hat finden können. Es scheint mir, dass diese Grenze an meinen Präparaten sichtbar ist; doch sehe ich sie nicht dort, wo Duval sie zu finden gedachte, d. h. bei der couche vésiculeuse protectrice: ich sehe sie in der Zwischenschicht der Placenta, oder, wie man nach Duval noch bezeichnen kann, in dem Gebiete der arcades limitantes. Um diese Grenze klar übersehen zu können, muss

man aus einer grossen Anzahl von Serien einen Schnitt herausfinden, in welchem der mütterliche Blutraum, welcher aus der Placenta foetalis in die Zwischenschicht hindurchtritt, gerade der Länge nach getroffen ist. Wenn wir den letzteren nun zuerst in der Ectoplacenta, wo er von unzweifelhaftem ectodermalem Plasmodium bekleidet ist, fixiren, und ihn dann in der Richtung nach der Placenta materna hin verschieben werden, so werden wir bemerken, wie die auf den mehrkernigen Glycogenzellen gelegene dünne, dunkelgefärbte, gestrichelte Schicht des ectoplacentalen Plasmodiums plötzlich durch polygonale, deutlich conturirte, mit einem viel helleren, fast homogenen Protoplasma und viel grösseren Kernen versehenen Zellen, welche sich in der Richtung nach der Placenta materna hin in das endovasculäre Plasmodium unmittelbar fortsetzen, substituirt wird (Fig. 5 und 6).

Das ist nach meiner Meinung die Grenze zwischen dem Ectoderm und dem Endothel. Die hypertrophischen Zellen des letzteren sind hier oft einzeln in dem dunkel tingirten, aus gestricheltem Protoplasma mit Gruppen von länglichen Kernen bestehendem ectodermalem Plasmodium eingebettet (Fig. 5 u. 6, *pb*). Manche von ihnen erreichen hier eine colossale Grösse (Fig. 5, *S*) und sind von den sie umringenden Plasmodiummassen durch ihre hellere Färbung sofort zu unterscheiden. Es befinden sich in ihnen ausserdem noch zahlreiche Leukocyten und Erythrocyten in den verschiedensten Stadien des Zerfalles (Fig. 5 und 6, *Lkc* und *Bk'*). Die Kerne dieser Zellen sind gewöhnlich sehr gross und befinden sich sehr oft in dem Zustande der Fragmentirung (Fig. 5, *S*), wobei sich von der Hauptmasse des Kernes kleine Auswüchse abtrennen und in das Protoplasma gelangen. Ausser diesen grossen Zellen befinden sich hier aber auch zahlreiche kleinere, welche gewöhnlich in grossen unregelmässigen Haufen übereinander liegen und in der Richtung nach der Placenta materna allmählich in das typische endovasculäre Plasmodium übergehen.

Wenn wir nun auf dieselbe Weise die Wände der aus der Placenta materna in die couche vésiculeuse protectrice hindurchtretenden Gefässe untersuchen werden, werden wir an denselben den allmählichen Uebergang der hypertrophischen Elemente des endovasculären Plasmodiums in das einfache Endothel der Gefässe der Muscularis vor Augen haben; hier kann also die Grenze

zwischen den foetalen und mütterlichen Elementen nicht gesucht werden.

In den Gefässen der couche vésiculeuse protectrice sind die Vorgänge der Leukocyteneinwanderung stets in grosser Ausdehnung zu beobachten, und da hier das Endothel sehr dünn ist, so infiltriren die ausgewanderten Leukocyten fast sämmtlich das umherliegende glycogene Gewebe.

Die Beschreibung der Placenta auf der Höhe ihrer Entwickelung beendend, werde ich jetzt nur noch einer Erscheinung Erwähnung thun, welche, wenn auch nicht oft, so doch fast regelmässig in jeder Placenta vorgefunden werden kann. Ihre Bedeutung und Ursachen sind durchaus unklar.

In dem Gebiete der vielkernigen Glycogenzellen begegnen nämlich oft Bluträume, welche nicht von dem endovasculären Plasmodium bekleidet sind, während sie in allen übrigen Beziehungen den anderen Bluträumen gleichen (Fig. 10).

Das mütterliche Blut umspült in ihnen unmittelbar die entblössten Glycogenzellen. Die oberflächlichsten, mit dem Blute in Berührung kommenden Schichten der letzteren weisen nun merkwürdige, wahrscheinlich degenerative Veränderungen auf (Fig. 10, *m*, *n*). Die Zellen sind stark angeschwollen, vergrössert, doch enthalten sie nur wenig Glycogen im Vergleich mit dem umfangreichen Protoplasmahofe, von dessen Peripherie nach der intact gebliebenen Membran dünne Fäden ausstrahlen, mit zwischen denselben befindlichen spärlichen Glycogenresten. Die Kerne sind hypertrophirt und chromatinreich. Was aber das am meisten charakteristische ist, dass sind grosse Massen von in der Zellsubstanz gelegenen Granula oder Tropfen von einer besonderen Substanz; diese Granula sind in allen Uebergangsformen von den kleinsten, kaum sichtbaren, bis zu den grössten, an Russel'sche Körperchen erinnernden vorhanden, und bei Saffranin-Lichtgrünfärbung nehmen die einen von ihnen ausschliesslich den rothen, die anderen den grünen Farbenton an, wodurch sie den das Gefässlumen erfüllenden Erythrocyten etwas gleichen. Manche Zellen sind mit diesen bunt gefärbten Körnern so dicht erfüllt, dass ihr Kern kaum hindurchschimmert (Fig. 10, *m*) und das Protoplasma gar nicht mehr sichtbar wird. Oft sammeln sich um die so veränderten Glycogenzellen dichte Schaaren von Leukocyten an; einige von den letzteren dringen selbst in den Zellleib

der degenerirenden Glycogenzellen ein. Es ist von Interesse, dass die oberflächliche, auf die beschriebene Weise veränderte Zellschicht von den tiefer gelegenen, normalen (Fig 10, *Gz'*) mehrkernigen Glycogenzellen stets durch eine dicke, faserige, intensiv sich mit Saffranin färbende Fibrinschicht abgegrenzt ist (Fig. 10, *F*); bedeutende Fibrinmassen haben sich auch zwischen den degenerirenden Glycogenzellen, deren Zusammenhang gewöhnlich dabei stark aufgelockert erscheint, abgeschieden. Oft wird auch in dem das Lumen erfüllenden Blute selbst Fibrin gebildet.

Was die Ursache dessen ist, dass in den beschriebenen Bluträumen kein endovasculäres Plasmodium existirt, ob das letztere sich hier gar nicht ausgebildet hat, oder vielleicht erst nachträglich geschwunden ist, das sind alles noch ungelöste Fragen. Ich konnte bisher selbst an den längsten Serien den Zusammenhang dieser Bluträume mit den übrigen leider nicht verfolgen. Jedenfalls muss man der beschriebenen Erscheinung schon wegen ihres so häufigen Auftretens eine gewisse Bedeutung zuschreiben.

Die Placenta am Ende der Schwangerschaft.

Am Ende der Schwangerschaft erreichen jene regressiven Veränderungen in den Geweben der Placenta, welche schon in den frühesten Stadien begonnen hatten, ihre höchste Entwickelung. In der Placenta foetalis fallen sie noch verhältnissmässig weniger in die Augen: wir haben bereits gesehen, dass sich hier die Chorionzotten im Laufe der Zeit immer reichlicher und reichlicher verzweigten, um dem Blute des wachsenden Embryo die Möglichkeit zu geben, in innigere Wechselbeziehungen mit dem mütterlichen Blute zu treten. Am Ende der Tragzeit wird dieses Werk dadurch zu Ende geführt, dass das die sich verästelnden Zotten bekleidende ectodermale Plasmodium fast vollständig schwindet, und nur noch die Kerne an der Oberfläche der Zotten liegen lässt. Alle diese Veränderungen der Ectoplacenta sind übrigens von Duval (l. c.) so exact beschrieben worden, dass ich von der ausführlichen Schilderung derselben gänzlich Abstand nehmen kann.

Die tiefere Schicht der Placenta foetalis unterscheidet sich, wie ich bereits oben angegeben habe, in manchen Beziehungen

von den übrigen Theilen derselben. Am Ende der Tragzeit sind diese Verschiedenheiten noch ausgeprägter geworden. Auch jetzt besitzen hier die Zotten nur spärliche Aeste und es sind auch an dem zwischen denselben gelegenen, mütterliche Bluträume enthaltenden Plasmodium keine besondere atrophische Veränderungen zu bemerken, während solche in der Hauptmasse der Ectoplacenta wie gesagt das histologische Bild vollständig verändert haben. Freilich sind auch hier in der Basis der Ectoplacenta die zwischen den Bluträumen gelegenen Plasmodiummassen etwas dünner und die ersten deswegen breiter als früher geworden, und es ragen dabei sehr oft von den Wandungen dieser erweiterten Bluträume verschieden gestaltete, aus kernhaltigen Plasmodiummassen bestehende Auswüchse in das Lumen hinein. Auch hier konnte ich mich nicht von der völligen Lostrennung solcher Auswüchse überzeugen.

Am Ende der Schwangerschaft existirt die ectodermale, die Zotten bedeckende celluläre Schicht nicht mehr; sie fehlt selbst an den Enden der Hauptstämme der Zotten, welche dem glycogenen Gewebe eng anliegen und früher von cylindrischem Epithel bedeckt gewesen waren: offenbar sind also alle ihre Zellen zur Bildung der Plasmodiummassen endgültig verwendet worden.

Die regressiven Veränderungen der Zwischenschicht und der Placenta materna gleichen einander fast vollständig. Hier wie dort zerfällt das glycogene Gewebe gänzlich; es sind aber doch die morphologischen Verhältnisse etwas verschieden, je nachdem es sich um viel- oder einkernige Glycogenzellen handelt. Wenn die ersteren der Degeneration anheimfallen, so häufen sich in ihnen, anstatt der früheren, spärlichen, eckigen Fettkörnchen grosse, kugelförmige Fetttropfen in grosser Menge an (Fig. 11). Das Glycogen verschwindet vollständig, während die Masse des Protoplasma an Umfang zunimmt. Der Umfang der ganzen Zelle erscheint aber doch viel kleiner als früher (Fig. 11, *Gz'*); die Zellmembran verdünnt sich und verliert ihre Deutlichkeit.

Auf solche Weise verwandelt sich das frühere durchsichtige Glycogengewebe in ein aus polygonalen, dicht beieinander liegenden mehrkernigen Zellen bestehendes Gewebe. Das Protoplasma dieser Zellen ist reichlich mit Fett erfüllt, während die Kerne dabei noch sehr lange ein durchaus normales Aussehen bewahren

(Fig. 11). Die sich mit Saffranin-Lichtgrün intensiv grün färbenden Massen, welche, wie oben beschrieben, in der ausgebildeten Placenta zwischen den degenerirenden Zellen des Glycogengewebes sich befunden hatten, haben jetzt noch stärker an Ausdehnung und Umfang gewonnen. Sie erscheinen jetzt überall zwischen den degenerirenden Zellen, den Fett- und Detritmassen liegend. Die vom ectodermalen Plasmodium umwachsenen Glycogenzellengruppen der Zwischenschicht machen ebenfalls alle die beschriebenen Veränderungen durch, und liegen jetzt, vollkommen von Glycogen beraubt, als kleine Gruppen von geschrumpften, dicht mit Fett erfüllten Zellen zwischen den Massen des Plasmodiums, welch' letztere, nebenbei gesagt, der fettigen Degeneration nicht unterliegen.

Die einkernigen Glycogenzellen verwandeln sich, das Glycogen verlierend, einfach in kleine geschrumpfte Zellen, welche weiter degeneriren und schliesslich ein feinkörniges, zahlreiche Chromatinkörnchen aber verhältnissmässig wenig Fett enthaltendes Detrit hinterlassen.

Da die Zellen des glycogenen Gewebes bei ihrem Zerfalle stark schrumpfen und die Degenerationsprodukte ausserdem noch resorbirt werden, so verdünnen sich die zwischen den Bluträumen der Placenta materna und der Zwischschicht gelegenen Scheidewände immer mehr und mehr; dieser Umstand hat seinerseits die starke Erweiterung der Bluträume am Ende der Schwangerschaft zur Folge. Die diese Bluträume bekleidende endovasculäre Schicht erfährt ebenfalls eine Rückbildung. Ihre Zellen verkleinern sich und werden in atrophische, langausgezogene, platte Gebilde verwandelt, welche auf dem degenerirten Glycogengewebe liegen (Fig. 11, *S*). Die Kerne werden ebenfalls in die Länge gezogen und abgeplattet, wobei das Chromatin derselben zusammenfliesst und die Kerne auf solche Weise ein homogenes Aussehen erhalten. Der Degeneration der endovasculären Schicht Folge leistend, verschwindet auch die Erscheinung der Einwanderung der Leukocyten. Es kann die Atrophie des endovasculären Plasmodiums so weit gehen, dass dasselbe an manchen Stellen vollständig verschwindet und dann wird das degenerirte Glycogengewebe unmittelbar vom Blute bespült und es scheidet sich in den intercellulären Räumen Fibrin ab. Ebenfalls bilden sich stets wachsende Fibrinmassen auch auf der vom Plasmodium ent-

blössten Oberfläche der Gefässwandung. Wahrscheinlich können diese Fibrinmassen, sich allmählich verdickend, auch eine vollständige Obliteration des Gefässlumens bewirken und da sich vielleicht auf solche Weise zahlreiche Bluträume der Placenta materna verschliessen können, so ist es klar, dass dieser Vorgang, die Zufuhr von frischem mütterlichen Blute zum Foetus behindernd, das Auftreten des Geburtsactes begünstigen kann.

Von der ganzen Masse des glycogenen Gewebes bleibt bis zum Momente der Geburt nur die schon mehrfach erwähnte couche vésiculeuse protectrice intact erhalten; ihre Gefässe erleiden ebenfalls gar keine Veränderungen.

Die Periplacenta.

Dieselbe bildet eine ringförmige Schleimhautfalte, welche die Basis der Placenta materna umringt. Sie entsteht nach Minot in Folge der Hypertrophie von zwei Längsfalten der Mucosa des Uterushornes, welche neben den zwei zur Bildung des Placentarwulstes verwendeten, mesometral gelegenen Falten an den Seiten des Hornes verlaufen.

Während der Entwickelung des Eies liegt diesem Abschnitte der Schleimhaut derjenige Bezirk der Keimblasenoberfläche, welcher die Area placentalis und später die Ectoplacenta umgibt und ebenfalls zur Bildung der letzteren nicht aufgebraucht wird, an. In seiner ganzen Dicke besteht dieser auf der Periplacenta gelegene, von Duval zone interombilicoplacentaire genannte Bezirk der Keimblasenwandung, von der Peripherie nach dem Centrum des Eies gezählt, aus folgenden Schichten: 1) aus dem Ectoderm, 2) aus dem parietalen Mittelblatte, welches später stark durch das Bindegewebe und die Blutgefässe der Allantois verdickt wird, 3) aus dem visceralen Mittelblatte mit den Dottersackgefässen und 4) aus dem Entoderm. Da die aus 3 und 4 bestehende obere Hemisphäre des Dottersackes im Laufe der Zeit in der Richtung nach der unteren eingestülpt wird, so bleibt auf der Oberfläche der Periplacenta nur das Ectoderm mit der dicken Bindegewebsschicht; die letztere wird aber ebenfalls schon in der Mitte der Schwangerschaft von dem Ectoderm durch einen sich zwischen diesen 2 Schichten bildenden Hohlraum, den coelome accessoire von Duval, losgetrennt. Auf solche Weise

bleibt auf der Oberfläche der Schleimhaut der Periplacenta nur das Ectoderm allein liegen.

Die Schleimhaut der Periplacenta erleidet eigentlich ganz dieselben Veränderungen, welche von der Schleimhaut des Placentarwulstes durchgemacht werden; nur fangen sie hier etwas später an und gehen auch nicht so weit, wie in dem letzteren. Das Epithel der Oberfläche und der Drüsen degenerirt schon am Anfange der Tragzeit, grosse, unregelmässig geformte, homogene, sich mit Saffranin-Lichtgrün graugrünlich färbende Protoplasmamassen bildend, an derer Peripherie die atrophischen Kerne in dichten Haufen liegen; ebenso wie in dem Epithel des Placentarwulstes sammelt sich in den degenerirenden Kernen das Chromatin an der Kernwand an, die sogenannte Kernwandhyperchromatose bildend (Fig. 13, *Uep*).

Das Bindegewebe der periplacentalen Schleimhaut verwandelt sich, ebenso wie in der Placenta materna, in einen Complex von breiten Blutgefässen, welche von stark ausgebildeten, aus einkernigen Glycogenzellen bestehenden Gefässscheiden umhüllt werden In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft bilden sich aber an der Oberfläche der Periplacenta, unmittelbar unter dem degenerirenden Epithel, auch mehrkernige Glycogenzellen aus.

Die Degenerationserscheinungen beschränken sich in der Periplacenta nicht nur auf das Uterinepithel: sie beziehen sich auch auf die oberflächlichen Schichten des Glycogengewebes. Die ein- und vielkernigen Zellen des letzteren machen die oben für das Glycogengewebe der Placenta materna und der Zwischenschicht beschriebenen Veränderungen durch und verwandeln sich, das Glycogen verlierend und fettig entartend in ein feinkörniges, eine grosse Anzahl von eckigen, homogenen, graugrünlichen Schollen enthaltendes Detrit. Die Kerne der mehrkernigen Glycogenzellen bleiben hier während sehr langer Zeit intact erhalten und liegen zwischen den Detritmassen in kleinen Gruppen angeordnet.

Während also in den mütterlichen Geweben der Periplacenta ausschliesslich regressive Veränderungen stattfinden, werden in dem der degenerirten Mucosa anliegenden Ectoderm während der zweiten Hälfte der Tragzeit rege Processe von progressivem Charakter beobachtet. Es haben die letzteren in der Literatur nur sehr wenig Aufmerksamkeit auf sich gelenkt. Duval hat

sie gesehen, schreibt ihnen aber ausschliesslich degenerativen Charakter zu und erblickt in ihnen einen Ausdruck der dem Ectoderm überhaupt innewohnenden Tendenz plasmodiumartige Massen zu bilden (l. c. I, p. 620, II, p. 9). Ulesko-Stroganowa erwähnt sie auch nur, ohne ihr weiteres Schicksal zu besprechen (l. c. p. 229).

Das Ectoderm, welches am Anfange der Schwangerschaft in der Periplacenta eine einzige Schicht von ziemlich kleinen Zellen vorstellte, besteht in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft aus einem mehrschichtigen, cylindrischen Epithel, dessen Zellen zahlreiche Mitosen aufweisen (Fig. 12, *Ed*). Die auf solche Weise neu entstehenden Zellen geben nun das Material zur Bildung von vielkernigen Riesenzellen, welche oft kolossale Grössen erreichen, aus zahlreichen, zusammengeflossenen Epithelzellen bestehen und auf der äusseren Oberfläche der Ectodermschicht als verschieden grosse Knospen emporwachsen (Fig. 12, *G'*). Das Protoplasma dieser Riesenzellen ist fein granulirt und enthält sehr feine fuchsinophile Granula. Manchmal werden in dem Protoplasma noch ganz junger Riesenzellen auch zahlreiche feinste Fettgranula beobachtet, welche gewöhnlich zusammen mit den Kernen die Peripherie des Zellleibes einnehmen.

Die Kerne der Riesenzellen sind überaus zahlreich, was übrigens nur von dem Umfange der Zelle und von der Zahl der zusammengetretenen Epithelzellen abhängt. Es ist von Interesse, dass diese Kerne, an und für sich gar keine Besonderheiten darbietend, an Altmann'schen Präparaten stets roth gefärbt erscheinen, was durch in ihrem Inneren befindliche grosse Granula bedingt wird.

Aus dem Ectoderm hervorsprossend gelangen die beschriebenen Riesenzellen direkt in das degenerirende, vom Epithel entblösste mütterliche Gewebe (Fig. 12, *G*). Sie dringen in die Tiefe des letzteren ein, zwischen Detritmassen, homogenen Schollen und Gruppen von degenerirten Glycogenzellen gehörenden Kernen hineinwachsend.

Dabei kann man oft bemerken, wie noch ganze, oder schon zerfallene, homogene, grüngefärbte Schollen in ihrem Protoplasma eingeschlossen sind (Fig. 12, *a*). Auch hat es oft den Anschein, als ob die atrophischen Glycogenzellenkerne selbst in ihren Leib aufgenommen werden (Fig. 12 *K'*). Besonders gern umlagern die

Riesenzellen die Massen des degenerirten Uterinepithels, auf deren Oberfläche sie dabei oft bedeutende Vertiefungen bewirken.

Wir sehen also, dass die Riesenzellen der Periplacenta echte Makrophagen epithelialen Ursprungs vorstellen, und dass ihr Auftreten nicht als eine einfache atrophische Erscheinung, sondern als das Resultat jener phagocytären Eigenschaft des Ectoderms aufzufassen ist, welche das letztere in die mütterlichen Gewebe einzuwachsen, die Placenta foetalis zu bilden und ganze Gruppen von mütterlichen Glycogenzellen zu umwachsen und zu resorbiren genöthigt hat.

Das Auftreten der epithelialen mehrkernigen Riesenzellen bleibt auch nicht nur auf die Periplacenta beschränkt. Aehnliches sehen wir auch in dem nicht verdickten Ectodermbezirke, welcher den mütterlichen Geweben in der Tiefe der die Placenta in zwei Hälften theilenden Längsfurche anliegt, und welcher von Duval Lame interectoplacentaire, von Minot Subplacenta genannt wird. Der letztere Autor beschreibt an diesem Orte das Auftreten von kleinen Zotten; ich sehe hier aber anstatt der Zotten eigentlich nur in das degenerirte mütterliche Gewebe eindringende epitheliale Riesenzellen.

Je tiefer die beschriebenen Riesenzellen der Periplacenta in das mütterliche Gewebe eindringen, desto öfter werden unter ihnen verschiedene atrophische Exemplare begegnet. Der ganze Zellleib verkleinert sich, das Protoplasma wird homogen und färbt sich dunkel grün; die Kerne verkleinern sich ebenfalls, ihre Chromatinkörnchen nähern sich einander und sintern schliesslich alle zu einer homogenen, mit Saffranin sich leuchtend roth färbenden Masse zusammen, so dass der stark verkleinerte, oft eckige Kern das typische Bild der sogenannten Pyknose vorstellt (15) (Fig. 14). In dem homogenen Protoplasma, welches jetzt keine Altmann'schen Granula, sondern nur zahlreiche Fetttröpfchen enthält, liegen die pyknotischen Kerne gewöhnlich in Form eines breiten Saumes an der Peripherie des Zellleibes. Sehr oft erleidet das Protoplasma der Riesenzellen noch hydropische Entartung, wobei erst kleine, dann grössere, allmählich zusammenfliessende helle Vacuolen im Centrum des Zellleibes gebildet werden; auch in diesem Falle befinden sich in den peripherischen Theilen des letzteren zahlreiche pyknotische Kerne und grosse Fettmassen (Fig. 14, rechts).

Ich muss noch bemerken, dass die epithelialen Riesenzellen, aus dem Ectoderm hervorsprossend und zwischen das Ei und die Uteruswand gelangend, sich oft sehr weit von ihrem Entstehungsorte, immer zwischen den Eihüllen und der Schleimhaut bleibend, entfernen können. Sie gelangen dann in das Gebiet, wo die Uterindrüsen erhalten geblieben sind, und werden in grossen Massen in dem Lumen der letzteren liegend aufgefunden.

Hier befinden sie sich zwischen Detritmassen verschiedenartigen Ursprungs und können dabei leicht mit den besonders oft am Ende der Schwangerschaft aus dem Drüsenepithel entstehenden mehrkernigen Riesenzellen verwechselt werden.

Die Obplacenta.

Als Obplacenta bezeichne ich nach Minot den von den zwei antimesometral gelegenen, bei der Schwangerschaft sich ausdehnenden Längsfalten eingenommenen Bezirk der Wandung des Uterushornes. Die Schleimhaut der Obplacenta verdickt sich nicht bei der Schwangerschaft, da sich in derselben kein glycogenes Gewebe, welches die Hypertrophie des placentalen und periplacentalen Bezirkes bedingt, bildet. Stellenweise aber entwickeln sich in derselben doch kleine Inseln von Glycogengewebe, welche auf der Oberfläche der Mucosa, gewöhnlich dicht neben der Periplacenta als kleine, weissliche, wulstförmige Anschwellungen bemerkbar werden.

Schon am Anfange der Tragzeit unterliegt das Epithel der Obplacenta der Degeneration, was sich jedoch nur auf das Epithel der Oberfläche und des Einganges der Drüsen bezieht. In den tiefen Drüsenabschnitten bleibt es hingegen intact und wuchert sogar, neues Zellenmaterial liefernd, welches sich über die von dem degenerirenden Epithel entblössten Theile ausbreitet, sodass zur Zeit der Geburt die ganze Schleimhaut der Obplacenta von neuem Epithel bedeckt erscheint.

Die bereits von Duval (l. c. I, p. 605) beschriebene Degeneration des Epithels besteht darin, dass ebenso wie auf dem Placentarwulste alle Epithelzellen in grosse protoplasmatische Massen mit zahlreichen atrophischen Kernen zusammenfliessen. Es erscheinen hier aber ausserdem in diesen Massen Vacuolen in sehr grosser Anzahl: sie sind zuerst sehr klein, später vergrössern sie sich und fliessen zusammen, grosse, kugelförmige

Hohlräume bildend, welche schon mit blossem Auge als nadelkopfgrosse, durchsichtige Bläschen auf der Schleimhaut sichtbar werden. Besonders grosse Vacuolen entwickeln sich gerade der Placenta gegenüber, wo auch die Schleimhautriesenzellen am frühesten erscheinen. Bald zerfallen die degenerirten Epithelmassen, nur kümmerliche Reste hinterlassend. Am Ende der Schwangerschaft werden im Epithel der Obplacenta wiederum theils degenerative, theils regenerative Erscheinungen, wie z. B. die Bildung von epithelialen Riesenzellen, der Schwund des Epithels an manchen Stellen beobachtet; doch verweise ich hinsichtlich der dabei sich abspielenden Vorgänge bis zur vollständigen Regeneration nach der Geburt auf die sich damit speciell beschäftigende Arbeit von Kiersnowsky (9).

Das Ei liegt der inneren Oberfläche der Obplacenta eng an, ist aber mit derselben nicht verwachsen. Zuerst wird hier die Wandung der Keimblase durch das Ectoderm mit dem ihm von innen anliegenden Entoderm gebildet; später atrophiren aber diese zwei Blätter, spärliche Detritmassen hinterlassend und es wird ihr Platz durch die obere Hemisphäre des Dottersackes, welche beim Kaninchen bekanntlich in die degenerirende untere Hemisphäre eingestülpt wird, eingenommen. Auf solche Weise wird nun dem Epithel der Mucosa das Entoderm der oberen, invaginirten Dottersackhälfte aufliegen. Dies Entoderm ist aber auf der inneren, dem Embryo zugekehrten Fläche noch von dem visceralen Mittelblatt mit den Dottersackgefässen bekleidet. Das Entoderm der oberen, sich einstülpenden Dottersackhemisphäre ist in der Mitte der Schwangerschaft, wo der Inhalt des Dottersackes noch nicht vollständig geschwunden ist, von hohem, cylindrischem Epithel, dessen Zellen in reger Theilung begriffen sind, gebildet. Das nach dem Lumen des Dottersackes, oder, was dasselbe ist, nach der Mucosa gerichtete Ende der Epithelzellen ist kolbenförmig erweitert und von einer sehr grossen Anzahl von Dotterkügelchen von sehr verschiedener Grösse erfüllt. Es präsentiren sich die letzteren an Saffranin-Lichtgrünpräparaten als kugelförmige Granula, von denen die einen leuchtend roth, die anderen grün gefärbt sind; manchmal ist ein Granulum in der einen Hälfte grün, in der anderen roth gefärbt. Das basale Ende der Epithelzellen ist gewöhnlich von Fetttröpfchen eingenommen.

Grosses Interesse verdient das Bindegewebe der Schleimhaut in der Obplacenta. Hier entwickeln sich schon in den ersten Tagen der Tragzeit eigenthümliche Zellen, welche in den späteren Stadien geradezu enorme Dimensionen erreichen. Sie stellen schöne, kolossale Zellen vor, mit einem oder mehreren Kernen, welch' letztere selbst wohl noch viel grösser sind als eine ganze nicht hypertrophische Bindegewebszelle der Mucosa.

Es haben diese Monstercells, wie sie von Minot genannt worden sind, die Aufmerksamkeit zahlreicher Autoren auf sich gelenkt. Dessen ungeachtet ist nicht nur ihre Bedeutung, sondern auch ihre Entstehung und Structur fast gar nicht genau untersucht worden. Deshalb werde ich sie zum Gegenstande einer ausführlicheren Schilderung machen müssen.

Duval (l. c. I p. 605) hat diese Riesenzellen der Oplacenta meiner Meinung nach obwohl sehr kurz, doch am besten beschrieben. Er hält sie für hypertrophische, sternförmige Bindegewebszellen der Mucosa. Minot (l. c.) ist einer ganz entgegengesetzten Meinung: er schreibt ihnen epithelialen Ursprung zu und sagt darüber Folgendes: „Noch bevor die Neubildung der Drüsen anfängt, scheiden sich einige Zellen vom Epithel aus und wandern in das darunter liegende Bindegewebe hinein; in ihrer neuen Lage wachsen diese Zellen bis sie enorme Grösse erreichen", und dann: „am 14. Tage sind sie zahlreich und haben sich bis zwischen die Muskelfasern vorgedrängt." Im Folgenden bemerkt er noch: „Am 15. Tage finde ich sie auch in der Periplacenta nahe der Oberfläche."

Noch weiter von dem wirklichen Thatbestand steht die sonderbare Ansicht von Ulesko-Stroganowa; die Verfasserin behauptet, dass (l. c. p. 230): „wenn man eine ganze Reihe von Präparaten nach verschiedener Bearbeitung studiert, man sich leicht davon überzeugen kann, dass man nichts anderes, als in besonderer Weise degenerirte Drüsen vor sich hat. Wirklich kann man an Präparaten deutlich sehen, wie die Drüsenzellen anschwellen, homogen werden und mit einander verschmelzen, bis die Grenzen gänzlich verschwinden. Die Kerne bewahren die kreisförmige Anordnung, nähern sich allmählich dem Centrum und werden gewissermaassen in eine besondere Membran eingeschlossen." Ich muss gestehen, dass ich mit einer solchen Auffassung nichts anzufangen weiss. Wie aus dem Folgenden erhellen wird, ist in meinen Präparaten nichts zu sehen, was die Meinung von der Entstehung der Schleimhautriesenzellen aus degenerirenden Drüsen rechtfertigen könnte. Deshalb werde ich von der Besprechung dieser Ansicht Abstand nehmen und einfach zu der Schilderung der eigenen Befunde übergehen.

Wenn man die Riesenzellen in den frühesten Perioden ihrer

Entwickelung (am 8. und 9. Tage) untersuchen will, so muss man dazu denjenigen Abschnitt der Obplacenta, welcher der Placenta genau gegenüber liegt, verwenden. Erst später verbreiten sich die Zellen auch über die anderen Gebiete der sich ausdehnenden Uteruswandung, wo sie sich in Form von isolirt gelegenen Inseln ausbreiten und sich schliesslich selbst an der Grenze der Periplacenta entwickeln. In diesen weit vorgeschrittenen Stadien kann man doch fast immer ausser den grossen, fertigen Zellen noch zahlreiche kleine, eben erst entstehende vorfinden.

Ich muss bemerken, dass die Untersuchung der Obplacenta in der Beziehung schwer ist, dass bei dem Zerschneiden derselben zwecks besserer Fixirung in kleinere Stücke die Muscularis, sich stark contrahirend, die wirklichen topographischen Verhältnisse der Theile bedeutend verändern kann. Deshalb muss man stets auch in toto fixirte Präparate berücksichtigen; dabei wird es sich z. B. manchmal herausstellen, dass dort, wo an dem herausgeschnittenen Stücke die Mucosa sehr dick und aus tiefen und engen Drüsen bestehend erscheint, dieselbe an dem in toto fixirten Präparate von ganz unbedeutender Dicke und mit sehr flachen und breiten Drüsen ausgestattet ist.

Wenn man diejenigen Schleimhautpartieen, wo die Riesenzellen sich entwickeln, einer genauen Untersuchung unterwirft, so kann man sofort einsehen, dass der eine Theil der Riesenzellen nicht einfach in der Mucosa entsteht, sondern in die letztere aus anderen Gebieten, nämlich aus der Tiefe der Muscularis erst nachträglich hineinwächst. Der andere, viel zahlreichere Theil derselben entwickelt sich in loco, in dem Bindegewebe der Schleimhaut selbst, und zwar entweder in den tieferen Schichten, oder öfter nahe unter dem Epithel der letzteren. In den späteren Schwangerschaftsstadien werden die angeführten zwei Arten von Riesenzellen einander vollkommen gleich und können also nunmehr von einander nicht mehr unterschieden werden; nur liegen die Zellen der ersten Art, ihrer Entstehungsweise in der Muscularis gemäss, immer näher zur letzteren, als die Zellen der zweiten Art.

Vorerst werden wir die Schleimhautriesenzellen, welche sich in der Mucosa selbst entwickeln, beschreiben.

Die Erscheinung derselben steht in der innigsten Beziehung

zu den Blutgefässen, welche hier als breite, zahlreiche, gewundene Capillaren das lockere, zellreiche Bindegewebe der Mucosa durchziehen. Die letzteren sind von dem gewöhnlichsten Endothel gebildet, an vielen Stellen schmiegen sie sich aber der Oberfläche von grossen, ein- oder mehrkernigen Zellen, der eben ihre Entwickelung beginnenden Monstercells, eng an (Fig. 15). Dabei begrenzt das Protoplasma der letzteren sehr oft unmittelbar das Capillarlumen, in anderen Fällen ist es wieder von dem letzteren durch eine dünne, mit einem stark abgeplatteten Kerne versehene Endothelzelle abgetheilt. Manchmal findet man Stellen, wo ganze $^2/_3$ einer wachsenden Riesenzelle von einem einzigen breiten Capillargefässe umringt werden, wobei die Blutkörperchen das Protoplasma der Riesenzelle unmittelbar berühren.

Wie in jedem Bindegewebe, so sind auch in der Obplacenta die sternförmigen Zellen des lockeren Schleimhautbindegewebes einerseits miteinander, andererseits mit der äusseren Oberfläche der endothelialen Wandungen der Capillaren durch Ausläufer verbunden (Fig. 15 bei *m*). Die den Capillaren am nächsten liegenden und mit den Wänden derselben verbundenen Bindegewebszellen bilden das Perithel der Capillare (Fig. 16, *pt*). Diese peritheliale Zellen sind es eben, welche sich, allmählich hypertrophirend, in die Schleimhautriesenzellen verwandeln. Wir sehen, dass sie, an Umfang zunehmend, dem Endothel der Capillaren von aussen eng anliegen, während der übrige, die Capillare nicht berührende Theil ihrer Oberfläche, so lange die Riesenzellen noch nicht einen zu grosssen Umfang erreicht haben, durch Ausläufer mit den benachbarten nicht hypertrophischen Bindegewebszellen verbunden ist (Fig. 15, *m*). Wenn die Riesenzelle sich aber noch stärker vergrössert, dann nähern sich die letzteren ihrer Oberfläche so sehr, dass sie sich derselben, eine platte Form annehmend, schliesslich ganz auflagern (Fig. 15, *m'*).

Wenn ich behaupte, dass die Riesenzellen in ihrer Mehrzahl hypertrophische Perithelzellen der Capillaren vorstellen, so will ich damit die Möglichkeit ihrer Entstehung auch aus dem Endothel selbst durchaus nicht in Abrede stellen; diese Erklärung entspricht vollkommen den Fällen, in welchen der Zellleib der Riesenzellen unmittelbar vom Blute bespült wird. Jedenfalls sind aber die Monstercells keine epithelialen Elemente, wie es Minot und

Ulesko-Stroganowa wollen, sondern hypertrophische Bindegewebszellen.

In der Mucosa sich entwickelnd befinden sich die Riesenzellen in besonders grosser Anzahl in den oberflächlichsten Schichten derselben, unmittelbar unter dem Epithel, wo sich übrigens auch die Mehrzahl der Capillaren befindet. Es ist von Interesse, dass, besonders gegen die Mitte der Schwangerschaft, sich an manchen Stellen der Obplacenta Epitheldefekte von unbedeutender Grösse bilden, und dass dann gerade an diesen, vom Epithel entblössten Schleimhautpartieen in den oberflächlichsten Schichten derselben sich besonders grosse Mengen von Riesenzellen bilden.

Dabei sehen die letzteren aber an solchen Stellen stets klein und missgebildet aus und weisen die verschiedenen, weiter unten beschriebenen atrophischen Erscheinungen in besonders exquisiter Form auf.

Ebenso gern entwickeln sich die Riesenzellen in grossen Massen in jenen oben beschriebenen localen Anhäufungen von glycogenem Gewebe, welche an der Peripherie der Periplacenta getroffen werden; auch hier befinden sie sich gewöhnlich unmittelbar unter dem Epithel und erreichen auch hier nur selten bedeutende Grösse.

Ich habe bereits bemerkt, dass nur ein Theil der Schleimhautriesenzellen der Obplacenta in loco, in der Mucosa selbst entsteht. Der andere, freilich viel kleinere Theil dieser Zellen entwickelt sich in der Muscularis und gelangt erst nachträglich in die Mucosa. Solches bezieht sich aber nur auf die innere, circuläre Schicht der Muscularis. Sie ist, abgesehen von den grösseren Gefässen, welche uns hier nicht interessiren, von einer grossen Anzahl breiter Blutcapillaren durchzogen. An der Peripherie der letzteren bilden sich nun, entsprechend dem, was wir für die Capillaren der Mucosa beschrieben haben, Zellen, welche durchaus den echten Schleimhautriesenzellen entsprechen (Fig. 17). Ihre Beziehungen zu der Capillarwand sind hier aber nicht so deutlich wie in der Schleimhaut, was dadurch bewirkt wird, dass das Muskelgewebe, sich im Momente der Fixirung stark contrahirend, erstens die Form der Zellen etwas ändert und zweitens, was das wichtigste ist, das Blut aus den Gefässen hinauspresst; die kein

Blut enthaltenden, collabirten Capillaren sind aber sehr schwer zu erkennen. Jedenfalls kann ich auf Grund von sehr zahlreichen Präparaten auch für die Muskelschicht die Behauptung, dass sowohl das Endothel, als auch und zwar hauptsächlich das Perithel der Blutcapillaren die Producenten der Riesenzellen seien, aufrecht erhalten. Die Zellen wachsen, sich allmählich vergrössernd, zwischen die glatten Muskelfasern, adaptiren sich den Formen der zwischen den letzteren befindlichen Räume, und bleiben dabei noch oft mit ihrem Entstehungsorte, der äusseren Oberfläche der Capillarwandung, durch einen langen Stiel verbunden (Fig. 17). Von allen Seiten durch das Muskelgewebe comprimirt, wachsen sie dann in der Richtung des geringsten Widerstandes, solchen gerade in den zwischen den Muskelschichten gelegenen, mit Bindegewebe erfüllten und mit dem Bindegebe der Schleimhaut communicirenden Räumen findend. Sie wachsen in der Richtung nach der Schleimhaut, senkrecht, in Form von langausgezogenen, kolbenförmigen Figuren aus der Muscularis emporsprossend (Fig. 17, *Rz*). Ihre Kerne sind dabei ebenfalls stark in die Länge gezogen und erscheinen als enge, bandförmige, sich intensiv und fast diffus färbende Gebilde (Fig. 17, *x*).

Sobald diese Zellen in das lockere Bindegewebe der Schleimhaut gelangt sind, runden sie sich fast sofort ab und können jetzt von den in loco entstandenen Riesenzellen kaum mehr unterschieden werden.

Hin und wieder begegnen aber unter diesen aus der Muscularis herauswachsenden Riesenzellen solche, welche aus irgend welcher unbekannten Ursache in der Muscularis auf immer zurückbleiben und auch ihre weiteren Veränderungen in derselben durchmachen. Bei ihrem Wachsthum schieben sie die Muskelfasern auseinander und liegen einzeln, ganz isolirt von den übrigen Riesenzellen.

In der Schleimhaut der Obplacenta wachsen die Riesenzellen weiter fort, sich immer mehr und mehr vergrössernd, ihre innige Verbindung mit den Blutcapillaren aber gewöhnlich bewahrend. Dort, wo die Schleimhaut dünn ist, können sie schliesslich den ganzen Raum zwischen den Drüsen und der Muscularis einnehmen und liegen sowohl dem Epithel als auch einander eng an. Das lockere Bindegewebe der Mucosa schieben sie aus

einander und comprimiren es, sodass es ganz unmerklich werden kann.

Es ist nicht leicht, die äussere Form der Riesenzellen zu beschreiben, da sie äusserst verschiedenartig gestaltet sind; ausserdem überschreitet der Durchmesser dieser Elemente in ihrem ausgebildeten Zustande zuweilen das Maass von 100 μ, und es erhellt, dass man die wirkliche Form solcher colossaler Zellen nur auf Grund von Vergleichung sehr zahlreicher Serienschnitte zu reconstruiren im Stande ist.

Wenn die Riesenzelle inmitten von lockerem Bindegewebe, welches auf sie einen allseitig ziemlich gleichen Druck ausübt, gelegen ist, dann erscheint sie von annähernd kugelförmiger oder elliptischer Gestalt. Aber auch bei solchen Bedingungen kann sie schon stark verlängert und sogar unter verschiedenen Winkeln gebogen erscheinen. Wenn sie sich aber, wie oben beschrieben, an einem bedeutenden Theile ihrer Oberfläche einer Capillare auflagert, dann entspricht ihre Gestalt im Allgemeinen dem Verlaufe der letzteren; oft wird selbst an der Oberfläche des Zellleibes durch die anliegende Capillare eine nicht unerhebliche Vertiefung bewirkt.

Je weiter die Riesenzellen wachsen, desto mannigfaltiger wird ihre äussere Gestaltung. In der Minderzahl bleiben sie dabei einfach kugelförmig oder elliptisch; viel öfter erhalten sie in Folge von gegenseitigem Druck die verschiedensten Formen. Die eine Zelle kann der anderen in Form eines Halbmondes anliegen, oder kann die zwischen 2 anderen gelegene in ihrer Mitte eine Verengerung vorstellen; der ganze Zellleib kann endlich stark in die Länge gezogen sein, sich gleichsam verästeln und in viele miteinander unter verschiedenen Winkeln zusammenhängende Abschnitte zertheilt werden. Ausser dem eigenen Wachsthum der Riesenzellen und des gegenseitigen Druckes hat auch die oft im Anschluss an die weiter unten beschriebene Amitose ihrer Kerne eintretende Zelltheilung in der Formveränderung derselben eine bedeutende Rolle zu spielen. Der Theilung des Kernes auf 2 oder 3 Stücke folgt hier oft auch die Theilung des Zellleibes auf mehrere Abschnitte, entsprechend der Zahl der Kerne, und diese neuen Zellen, welche noch lange mit einander verbunden bleiben können, machen das histologische Bild sehr complicirt.

Zu der Schilderung der Structur der Zellsubstanz und der Kerne der Schleimhautriesenzellen übergehend, muss ich bemerken, dass diese Zellen ihrer geradezu colossalen Grösse und mancher anderer interessanter Eigenschaften wegen gewiss specieller cytologischer Untersuchungen würdig sind. Ich besass zu solchen nicht die nöthige Zeit, und werde mich deswegen bei der folgenden Schilderung möglichst kurz fassen.

Das Protoplasma der Riesenzellen besitzt von den ersten Stadien ihrer Entwickelung bis zu den letzteren eine sehr deutlich ausgeprägte Fadenstructur. In den jungen Riesenzellen, wo das den schon sehr stark hypertrophirten Kern umgebende Protoplasma noch verhältnissmässig spärlich ist, ist dieselbe noch nicht deutlich ausgeprägt. In den ausgebildeten grossen Zellen aber ist sie äusserst deutlich, besonders an Sublimatpräparaten, welche mit der Biondi-Heidenhain'schen Farbmischung oder noch besser mit Bordeaux R und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain (8) gefärbt sind (Fig. 19). Der ganze Zellleib besteht aus einem System von einander gewöhnlich parallel angeordneten Fäden, welche in den verschiedenen Stellen in verschiedenen Richtungen verlaufen. Sie sind untereinander durch feine Verzweigungen verbunden. Im Allgemeinen lassen sich im Protoplasma 2 Zonen unterscheiden, eine äussere (Fig. 19 a) und eine innere (Fig. 19 b); die erstere erscheint in mittelgrossen Zellen in der Form eines ziemlich breiten, peripherischen Saumes. Da hier unter den Fäden keine besondere Richtung vorherrscht und sie alle miteinander durch gleich dicke Verzweigungen zu einem reticulären Gerüstwerke verbunden sind, so besitzt hier die Zellsubstanz einen mehr reticulären, netzartigen Bau. In der inneren Zone aber, in welcher der Kern gewöhnlich excentrisch liegt, sind mehr isolirte, oft parallel angeordnete Fibrillen zu sehen, welche untereinander durch feinere Verzweigungen verbunden sind und in verschiedenen Richtungen dahinziehen.

Bald sind die Fila in umfangreiche Bündel vereinigt und weichen an den Enden derselben wieder fächerartig auseinander, bald sind sie concentrisch um den Kern herum angeordnet. Jedenfalls lockert sich das Fadengerüst an der Peripherie der Innenzone auf und seine Fäden verbinden sich hier mit den Fäden der äusseren Protoplasmaschicht. Auf der Kernoberfläche

heften sich die Fäden des Protoplasmas an die Kernmembran an. Wenn die Riesenzelle fortfährt sich zu vergrössern, so bleibt dabei die innere Zone in ihrer Structur unverändert, während die peripherische reticuläre Zone des Zellleibes immer dünner und dünner, zugleich aber auch dichter wird. Schliesslich wird sie dann auf der Oberfläche des Zellleibes eine Schicht stark verdichteten Protoplasmas bilden, welche eine dicke Zellmembran vortäuschen kann. In grossen Riesenzellen sendet diese verdichtete peripherische Schicht oft dicke, kurze Scheidewände in den Zellleib hinein, welche sich auf Schnitten als dicke, mit der Zellenoberfläche verbundene Stränge präsentiren.

An Altmann'schen Präparaten sind in dem Zellleibe fuchsinophile Granula in ziemlich spärlicher Anzahl zu sehen. Die intergranuläre, mit Fuchsin sich nicht färbende Substanz erscheint als eine graugelbliche, an vielen Stellen deutlich faserige Masse, welche oft feine, durchsichtige Vacuolen enthält. Die fuchsinophilen Granula sind äusserst klein und sind in dem Zellleibe in der Form von feinsten rothen Fäden angeordnet, welche aus kettenförmig aneinandergereihten Granulis bestehen, und in bedeutender Entfernung von einander zwischen den Massen der intergranulären Substanz, spiralförmige Windungen beschreibend, verlaufen. Sie sehen daher in den Schnitten, wo sie stets in Theile zerschnitten werden, zahllosen, feinen, rothgefärbten, den Zellleib erfüllenden Vibrionen sehr ähnlich aus. Doch giebt es in vielen Zellen, besonders in der Nähe des Kernes, eine Stelle, wo die Granula dichter angehäuft sind und dabei keine fadenförmige Anordnung besitzen, sondern isolirte, kugelförmige, etwas vergrösserte Granula vorstellen. Ausser den echten Altmann-schen Granulis befinden sich in dem Protoplasma mancher Zellen noch sehr grosse, sich mit Fuchsin tiefroth, mit Saffranin-Lichtgrün nach Hermann'scher Fixirung grün färbende, kugelförmige Granula.

Fast in allen Riesenzellen, selbst in den jüngsten, giebt es auch feine Fetttröpfchen in grosser Anzahl. Sie liegen gewöhnlich zusammen mit den eben erwähnten grossen, stark sich färbenden Körnern, in der Peripherie des Zellleibes (Fig 15, *Rz*). Bemerkenswerth sind die Beziehungen der Fetttröpfchen zu den Altmann'schen fuchsinophilen Granulis: die Peripherie der ersteren ist stets von einem sehr dünnen, aber deutlichen, rothen

Reife umringt, welcher besonders deutlich an Fetttröpfchen, welche durch die Wirkung des Xylols etwas erblasst sind, hervortritt. Der rothe Reif besteht aus eng aneinander geketteten fuchsinophilen Granulis; wenn also in unseren Riesenzellen die Altmann'schen Granula zur Fettbildung überhaupt irgend welche Beziehung haben, so entsteht hier vermuthlich jeder Fetttropfen nicht aus einem einzigen fuchsinophilen Granulum, wie solches oft behauptet wird, sondern aus einer ganzen Menge solcher.

Jede Riesenzelle besitzt einen oder mehrere grosse Kerne. Dieselben haben in ihrem gewöhnlichen Zustande eine kugelförmige Gestalt und besitzen eine scharf contourirte Kernmembran, an welche sich einerseits die Protoplasmafäden, andererseits die Stränge des Liningerüstes des Kernes anheften. Da die Kerne sehr gross sind, so werden sie stets auf mehrere Schnitte zerlegt, und die hinsichtlich der Structur der Kerne instructivsten Bilder erhielt ich gewöhnlich an den mit dem Biondi-Heidenhain'schen Gemisch gefärbten Sublimatpräparaten. Der Oberfläche der rosafarbenen Balken des Liningerüstes lagern sich in Form von kleinen und ziemlich spärlichen Haufen die grün gefärbten Chromatinpartikelchen auf; da das Liningerüst sehr weitmaschig ist, so wird der grösste Theil des Kernes von dem hellen, durchsichtigen Kernsafte eingenommen. Ausserdem befinden sich in den Kernen der Riesenzellen stets, manchmal in bedeutender Anzahl, grosse Nucleolen, welche die mannigfaltigsten Formen besitzen können: bald sind sie rundlich, bald stäbchenförmig, bald endlich bisquitförmig oder geknickt; oft liegen sie von innen der Kernmembran unmittelbar an. Sie färben sich röthlich an Sublimatpräparaten mit der Biondi-Heidenhain'schen Lösung, an Hermann'schen Präparaten aber mit Saffranin-Lichtgrün in den meisten Fällen grün (Fig. 16 u. 18).

Da wir schon gesehen haben, dass sich die Riesenzellen aus den Endothel- und Perithelzellen der Blutcapillaren, welche gewöhnlich einkernig sind, entwickeln, so erscheint die Frage, auf welche Weise zwei- oder selbst dreikernige Riesenzellen entstehen können? Mitosen kommen in den letzteren niemals zur Beobachtung. Desto häufiger werden hier aber Erscheinungen der amitotischen Kerntheilung begegnet. Es erscheint oft an der Oberfläche eines grossen, kugelförmigen Kernes eine erst

einseitig gelegene, später sich ringförmig um den ganzen Kern herum ausbreitende Furche, welche, sich immer mehr und mehr vertiefend, den Kern schliesslich in zwei Hälften theilt (Fig. 16). Dabei ist es nicht möglich, in der Structur des Kernes selbst irgend welche Veränderungen zu bemerken. Auf solche Weise kann man die beschriebene Form der Kerntheilung nach Arnold (1) als direkte Fragmentirung, als eine Abschnürung des Kernes in 2 Kernabschnitte, welche nicht durch regelmässige Theilungsflächen sich abgrenzen, bezeichnen. Wenn die eine Kernhälfte sich von der anderen schon vollständig abgeschnürt hat, kann noch an der früheren Verbindungsstelle auf der Oberfläche des einen Tochterkernes eine konische Erhöhung bleiben. Unmittelbar nach der Zerschnürung liegen die 2 neuen Kerne sehr nahe aneinander. Später weichen sie weiter auseinander und dann kann sich der beschriebene Process der Amitose wiederholen.

In vielen Fällen bleibt der Theilungsvorgang nicht nur auf die Kerne beschränkt; es kann der Kerntheilung auch die Zelltheilung folgen. An der Peripherie des Zellleibes erscheint eine in der Ebene der ringförmigen, den Kern zerschnürenden Furche gelegene, ebenfalls ringförmige, allem Anscheine nach aus verdichteter Zellsubstanz bestehende Scheidewand. Der Kernzerschnürung Folge leistend, dringt sie tief in den Zellleib bis zur eingeschnürten Stelle der Kernoberfläche ein (Fig. 16) und bildet nach Vollendung der Amitose eine vollständige Grenze zwischen den 2 neuen Zellen. Die letzteren können sich später, dieser Scheidewand entsprechend, von einander vollständig lostrennen (Fig. 16), oft bleiben sie jedoch mit einander verbunden (Fig. 19), und wenn in einem solche Falle die Zelltheilung fortfährt, so erhält man eine lange Reihe von eng aneinander geketteten Riesenzellen.

Obwohl nun der beschriebene Vorgang der Amitose der Entstehung neuer Zellen Anlass giebt, trägt er doch viele Zeichen eines degenerirten Charakters und rechtfertigt, wie es mir scheint, vollkommen die Ansicht von Flemming, welcher die Amitose zwar für einen physiologischen Process hält, sie aber doch als einen Theilungsvorgang betrachtet, der seine generative Wirksamkeit bei den Wirbelthieren eingebüsst hat und nicht keimfähiges Zellmaterial liefert (7, p. 295).

In der That werden unter den Riesenzellen der Obplacenta

oft schon in sehr frühen Stadien der Schwangerschaft Zellformen mit unzweifelhaft degenerativen Veränderungen angetroffen. Als Ausdruck der letzteren betrachte ich den in vielen Riesenzellen oft zu beobachtenden Process der direkten Kernfragmentirung, aber einer Fragmentirung, welche nicht, wie in den oben beschriebenen Fällen die Entstehung neuer Kerne und sogar Zellen zur Folge hat, sondern lediglich eine allmählich fortschreitende Degeneration und Zerstörung des Kernes bedeutet. An der Kernoberfläche erscheint hier eine ringförmige Furche, welche den Kern nicht in 2 gleiche Hälften theilt, sondern nur das Auftreten eines oder auch mehrerer, kleiner, bläschenförmiger Auswüchse an der Oberfläche desselben bewirkt (Fig. 18). Diese Auswüchse können sich vollständig von der Hauptmasse des Kernes abschnüren und liegen dann frei im Protoplasma. Dabei enthalten sie in einigen Fällen keine Nucleolen und stellen dann einfach kleine Bläschen mit sehr spärlichem Chromatingehalte oder auch ganz ohne solchen vor. Von dem Kerne sich abtheilend, lagern sie sich in einem kranzförmigen Haufen an der Zellenperipherie zusammen mit dem Reste des Kernes. In anderen Fällen stellen die sich abschnürenden Kerntheile Gebilde von grossem Umfange, von regelmässiger kugeliger Form, echte kleine Kerne vor, von denen ein jeder mit einem runden Nucleolus in seinem Centrum versehen ist (Fig. 18). An den Nucleolen des grossen Kernes sind dabei oft Theilungsvorgänge in Form von Verlängerung mit nachfolgender Zerschnürung des Nucleolus in zwei Theile zu beobachten. Solche kleine Kerne können in einigen Zellen in sehr grosser Anzahl gebildet werden, und es vergrössern sich die letzteren in solchen Fällen nicht mehr, sondern erleiden bald allerlei atrophische Veränderungen; ebenso verliert auch das Chromatin der Hauptmasse des Kernes und der kleinen Kerne dabei sehr bald die Fähigkeit, sich zu färben. Es erhellt also, dass der beschriebene Vorgang der Amitose und der Kernfragmentation unzweifelhaft einen degenerativen Charakter besitzt.

In vielen Fällen äussert sich endlich der Vorgang der Elimination von Kernbestandtheilen in den Zellleib nicht in der direkten Fragmentirung des Kernes, sondern in einer eigenthümlichen Erscheinung — in dem Austreten der Nucleolen der Riesenzellenkerne in das Protoplasma. Wegen der colossalen Grösse

der Zellen ist diese Erscheinung hier sehr leicht zu beobachten, und besonders geeignet sind dazu Sublimatpräparate mit Heidenhain's Centrosomenfärbung: hier bleiben tiefschwarz nur die Nucleolen gefärbt; alles andere hat einen rosafarbenen Ton von verschiedenen Nüancen angenommen. An solchen Präparaten bemerkt man nun oft, wie sich an der Oberfläche des Kernes eine konische Ausstülpung der Kernmembran entwickelt (Fig. 19); dabei kann man sich überzeugen, dass diese Ausstülpung durch einen der Kernmembran an dieser Stelle von innen anliegenden Nucleolus bedingt wird. Der letztere stülpt die sich ausdehnende und eine trichterförmige Erhebung bildende Membran immer mehr und mehr aus, durchbricht dieselbe schliesslich und erscheint dann frei im Protoplasma der Riesenzelle als eine tiefschwarze, allmählich zerfallende Scholle liegend.

Da sich in der letzten Zeit in stets wachsender Anzahl Beobachtungen anhäufen, welche beweisen, dass die Attraktionssphäre mit ihren Centralkörpern ein permanentes Organ der Zelle vorstellt, habe ich den Versuch gemacht, in den Riesenzellen der Obplacenta, welche mir zuerst wegen ihrer excessiven Grösse dazu günstig zu sein schienen, nach Centralkörpern zu suchen. Diese Frage habe ich freilich nur im Vorübergehen berühren können. An mit Osmiumgemischen fixirten und mit Saffranin-Lichtgrün nach Benda oder mit dem Rawitz'schen adjectiven Verfahren gefärbten Präparaten habe ich in dieser Hinsicht nichts erzielen können. Als besser dazu geeignet haben sich Sublimatpräparate herausgestellt.

Schon bei der dreifachen Färbung nach Biondi-Heidenhain konnte man hin und wieder an der einen Seite des Kernes in dem Protoplasma einen verdichteten Bezirk des letzteren mit einem helleren, wiederum ein dunkleres Körperchen enthaltenden Felde in der Mitte beobachten. Doch konnte an solchen Präparaten kein endgültiges Urtheil über das fragliche Gebilde gefällt werden. Viel mehr leistet in dieser Hinsicht die Heidenhain'sche Centrosomenfärbung, welche auch in der Gegenwart zur Darstellung der Centralkörperchen allgemein benutzt wird. Mittelst dieses vorzüglichen Verfahrens konnte ich in zahlreichen Fällen in der Nähe des Kernes und gewöhnlich, wenn der letztere excentrisch gelegen hatte, an der der grösseren Protoplasmamasse entsprechenden Seite desselben, das Vorhandensein eines

Gebildes constatiren, welches allem Anscheine nach für die Attractionssphäre mit den Centralkörpern gehalten werden musste. Es stellte einfach einen leicht verdichteten Bezirk des Zellleibes vor und besass im Inneren wieder ein helleres Feld. In dem letzteren befanden sich nun zwei sehr kleine, kugelförmige, tiefschwarze Körperchen, das eine gewöhnlich grösser als das andere. Unmittelbar neben dem einen oder dem anderen sah man oft ein drittes, noch kleineres Körperchen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass das eben die Centralkörper sind; doch muss man bedenken, dass bei der Centrosomenfärbung von Heidenhain ausser den Centralkörpern auch die Nucleolen tiefschwarz gefärbt bleiben; wir haben aber gesehen, dass in sehr vielen Riesenzellen die letzteren aus dem Kerne heraustreten und nachher im Protoplasma dem Zerfalle unterliegen. Es ist klar, dass in den Zellen, in welchen solches geschieht, man niemals überzeugt sein kann, dass das gegebene, obwohl auch typische Gebilde in Wirklichkeit eine Centralkörpergruppe sei. Ausserdem wurden die beschriebenen schwarzen Körperchen von mir nicht in allen Zellen beobachtet, und speciell konnte ich sie nicht in den zwei-, drei- oder mehrkernigen Zellen mit Sicherheit wiederfinden.

Dass in einer Zelle, welche auf 20 oder mehr Schnitte zerlegt wird, die Centralkörper nicht leicht aufzufinden sind, das ist wohl von selber verständlich[1]). Demnach verlangen diese Verhältnisse besondere specielle Untersuchungen.

In dem weiteren Verlaufe der Schwangerschaft fahren die Riesenzellen der Obplacenta fort, sich zu vergrössern. Nachdem sie am 22.—23. Tage endlich ihre volle Entwicklung erreicht haben, fangen sie nunmehr alle an, regressive Veränderungen durchzumachen, welche in den 2—3 letzten Schwangerschaftstagen zu der völligen Zerstörung derselben führen.

Es sammelt sich zwischen den Fäden der Zellsubstanz, zuerst nur in den peripherischen Schichten des Zellleibes, Flüssig-

---

1) Ich muss bemerken, dass ich neben den Obplacentaschnitten auf demselben Objectglase stets auch Knochenmarksschnitte vom Kaninchen als Controllpräparate aufklebte. Sie zeigten sämmtlich gelungene Centralkörperfärbung, sowohl in den Riesenzellen, als auch in den Leukocyten.

keit an, welche diese Fäden auseinanderschiebt und das Protoplasma auflockert (Fig. 20, *m*). Diese Ansammlung von Flüssigkeit zwischen den Fäden der Zellsubstanz schreitet von der Peripherie der Zelle nach dem Inneren derselben weiter, und auf solche Weise verkleinert sich der Zellleib allmählich, sich mit einem immer breiter werdenden hellen Felde umgebend (Fig. 20 *m'*).

Die Kerne der degenerirenden Riesenzellen verändern sich ebenfalls. Ihre Oberfläche bedeckt sich mit einer ganzen Reihe von unregelmässigen Vertiefungen und wird rauh und zackig (Fig. 20, *K*); der Kern schrumpft zusammen, verkleinert sich stark und kann schliesslich ein sichelförmiges Aussehen erhalten.

Es üben die auf die beschriebene Weise zerfallenden Riesenzellen vermuthlich einen Reiz auf die benachbarten Gewebe aus: aus den Gefässen emigriren Leukocyten, welche dann in die an der Peripherie der zerfallenden Zellen sich bildenden freien, von Flüssigkeit erfüllten Räume eindringen. Ausser den Leukocyten kommen aber, sogar in noch viel grösseren Mengen, andere Elemente, bindegewebige Wanderzellen, heran; die einen von denselben sind einkernig (Fig. 20, *x*), andere besitzen hingegen mehrere grosse Kerne und haben das Aussehen von Riesenzellen (Fig. 20, *x'*). Alle diese Zellen dringen tief in den Leib der atrophischen Schleimhautriesenzellen ein und liegen dabei oft der Oberfläche der Bruchstücke des Zellleibes der letzteren eng an. Diese Bruchstücke sind jetzt fast unkenntlich geworden: sie liegen als unregelmässige, eckige, an den Rändern zerfaserte Protoplasmaklumpen inmitten von grossen, mit Flüssigkeit erfüllten Räumen und enthalten sehr stark verkleinerte, undeutlich conturirte und sich nicht färbende Kernreste (Fig. 20, *Rz'*). Die eingewanderten Bindegewebszellen bilden oft an der Oberfläche dieser Bruchstücke bedeutende Vertiefungen, in welchen sie selbst liegen (Fig. 20, *x'*) und zerstören allmählich die noch übrig gebliebenen spärlichen Reste der Riesenzellen.

So sehen wir, dass am Ende der Schwangerschaft die merkwürdigen Schleimhautriesenzellen der Obplacenta, welche sich in den frühen Schwangerschaftsstadien in so grossen Mengen entwickelten und so colossale Grösse erreicht haben, am Ende der Tragzeit wieder der Degeneration und der Resorption anheimfallen, ohne dass es gelingen könnte, irgendwelche That-

sachen aufzufinden, welche ihre Bedeutung und Funktion aufklären würden.

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. Dr. K. N. v. Winogradow, für seine liebenswürdige und fördernde Unterstützung, die er mir stets bei meinen Studien zu Theil werden liess, den wärmsten Dank auszusprechen.

Auch bin ich dem Herrn Privatdocenten Dr. Demetrius Popoff für das lebhafte Interesse, welches er meiner Arbeit entgegenbrachte, zu ganz besonderem Danke verpflichtet.

St. Petersburg, Mai 1897.

Literatur.

1. J. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchow's Archiv, Bd. 93.
2. Benda, Neue Mittheilungen über die Entwickelung der Genitaldrüsen etc. Verhandlungen d. Berliner phys. Gesellsch. Refer. Arch. f. Anat. u. Phys., phys. Abth., 1891, p. 549.
3. Böhm und Oppel, Taschenbuch d. mikrosk. Technik. 1896.
4. Duval, Mathias, Le Placenta des rongeurs. Journal de l'anatomie et de la physiologie norm. et pathol. I, Bd. 25, 1889; II, Bd. 26, 1890.
5. Derselbe, De la couche plasmodiale endovasculaire du placenta maternel. Comptes rend. hebd. d. l. soc. d. biologie, Sér. 9, T. 2.
6. Fleischmann, Die Morphologie der Placenta bei Nagern und Raubthieren. Embryologische Untersuchungen, Heft III.
7. W. Flemming, Ueber Theilung und Kernformen bei den Leukocyten und üb. deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37.
8. M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43.
9. Kiersnowsky, Zur Regeneration des Uterusepithels nach der Geburt. Anatomische Hefte, Bd. 4, 1894.
10. Masius, De la genèse du placenta chez le lapin. Archives de biologie, T. IX, 1889.
11. Masquelin et Svaen, Premières phases du développement du placenta maternel chez le lapin. Archives d. biologie, T. I, 1880.
12. C. S. Minot, Die Placenta des Kaninchens. Biologisches Centralblatt, Bd. 10, 1890—1891.

13. G. Paladino, Contribuzione alla conoscenza dell' amitosi née Mammiferi. Rendiconti della R. Acad. d. Sc. Fisiche et Matemat. di Napoli, Fasc. 8—12, Agost—Dec. 93.
14. Schmaus und Albrecht, Ueber Karyorhexis. Virchow's Archiv, Bd. 138. Suppl.
15. Dieselben, Artikel „Nekrose und Nekrobiose" in d. Ergebnissen d. allg. Pathol. u. path. Anat. v. Lubarsch u. Ostertag. 2 Abtheil. 1895, p. 136.
16. Ulesko-Stroganowa, Beiträge zur Lehre vom mikroskopischen Bau der Placenta. Monatsschrift f. Geburtshülfe und Gynäkologie, Bd. III, 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI u. VII.

Sämmtliche Figuren (ausser Nr. 4) wurden unter Benutzung des Zeiss'schen Apochromaten 3 mm, Apert 1,30 entworfen. Tubuslänge 160 mm. Ocularnummer für die meisten Zeichnungen Nr. 12, für die Figg. 11, 12, 13, 15, 17 und 20 Nr. 6. Fig. 4 wurde mit dem Trockensystem DD und Ocul. Nr. 4 verfertigt.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

Bk = Erythrocyten des mütterlichen Blutes; *cb* = die celluläre Schicht des Zottenüberzuges; *E* = Endothel; *Ed* = Ectoderm; *Gz* = einkernige Glycogenzellen; *Gz'* = vielkernige Glycogenzellen; *L* = das Lumen des mütterlichen Blutraumes; *Lkc* = Polymorphkernige Leukocyten des mütterlichen Blutes; *pb* = ectodermales Plasmodium; *Rz* = Schleimhautriesenzellen der Obplacenta; *S* = Zellen des endovasculären Plasmodiums der Placenta materna.

Tafel VI.

Fig. 1. Schwangerschaft von 9 Tagen, Hermann's Lösung, Saffranin-Lichtgrün.

Das wuchernde Ectoderm (*Ed*) liegt der Oberfläche des Placentarwulstes eng an. Das Epithel der Schleimhaut (*Uep*) degenerirt und wird resorbirt, sodass das darunterliegende, aus einkernigen Glycogenzellen (*Gz*) bestehende Blutgefässentblösst wird und mit dem Ectoderm bei *x* in engste Berührung tritt. *E* = spärliche Endothelreste.

Fig. 2. Schwangerschaft von $10^1/_2$ Tagen Dieselbe Fixirung u. Färbung.

Die vielkernigen Glycogenzellen (*Gz'*) der Gefässwände werden von dem ectodermalen Plasmodium (*pb*) umwachsen. Der letztere enthält Fetttröpfchen. In den Glycogenzellen verschieden gefärbte Granula und Fetttröpfchen. Bei *x* befinden sich die Granula in der Masse des Plasmodiums.

Fig. 3. Dasselbe Präparat.

Vielkernige Glycogenzelle, mit Kernen im Zustande der direkten Fragmentirung.

Fig. 4. Diese und die folgenden Figuren bis 10 incl. Schwangerschaft von 15 Tagen.

Die Zwischenschicht der Placenta. Podwyssotzky's Lösung, Saffranin, Lichtgrün.

Das gabelförmig getheilte Ende der Zotte (*Z*) schmiegt sich an die isolirte Gruppe der mehrkernigen Glycogenzellen (*Gz'*) eng an. *Ebk* = Foetale Erythrocyten; *m* = einzelne, inmitten der Plasmodiummassen gelegene Glycogenzellen, zerfallend und fettig degenerirend; *y* = vollständig atrophirende Glycogenzellen; *r* = grün gefärbte Massen zwischen den degenerirenden Glycogenzellen; *x* = Gruppen von eng aneinander gedrängten Kernen des Plasmodiums.

Fig. 5. Die Zwischenschicht der Placenta. Fixirung und Färbung wie vorher.

Die Grenze zwischen den Zellen des endovasculären Plasmodiums (*S*) und dem ectodermalen Plasmodium der Ectoplacenta (*pb*). *Bk'* = in dem Protoplasma der endovasculären Zellen (*S*) zerfallende mütterliche Erythrocyten; daneben eingewanderte Leukocyten (*Lkc*); V = Vacuole mit zerfallenden Leukocyten. Die beiden Kerne der grossen Zelle (*S*) befinden sich im Zustande der Fragmentirung.

Fig. 6. Dasselbe. Bearbeitung wie vorher.

Die Bezeichnungen sind dieselben; *n* = rothgefärbte Granula in den einkernigen Glycogenzellen.

Fig. 7. Placenta materna. Bearbeitung nach Altmann.

Die Wand eines Blutraumes der Placenta materna mit dem endovasculären Plasmodium (*S*). *Lkc* = eben erst eingewanderte, noch normale Leukocyten; *Lkc'* = zerfallende Leukocyten; *v* = Vacuolen in den Plasmodiumzellen, welche zerfallende Leukocyten enthalten; *x* = in das glycogene Gewebe hindurchgewanderte Leukocyten; bei *y* umwächst das endovasculäre Plasmodium eine kleine Gruppe von mehrkernigen Glycogenzellen.

Fig. 8. Dasselbe. Hermann's Lösung, Saffranin-Lichtgrün.

a = Kerne der Plasmodiumzellen im Zustande der Fragmentirung; *Lkc''* = vollständig zerfallene Leukocyten; *v*, *v'*, *v''* = drei aufeinander folgende Stadien der Veränderung von Vacuolen, welche zahlreiche, dicht aneinander gelagerte, degenerirende Leukocyten enthalten; der Vacuole *v* liegt der sichelförmige Kern der Plasmodiumzelle an; *n* = die dünneren, *m* = die dickeren, zwischen den Zellen in der Form von unvollkommenen Membranen gelegenen, zu einem Reticulum vereinigten Ausläufer der Glycogenzellen. Bei *Gz* sieht man

in den letzteren einen den Kern umgebenden, grauvioletten Protoplasmahof.

Fig. 9. Placenta materna. Bearbeitung dieselbe.

S = Zelle des endovasculären Plasmodiums, in welcher eine fettig degenerirende vielkernige Glycogenzelle (Gz') sich befindet (von den Kernen der letzteren ist nur der eine von dem Schnitte ganz getroffen worden). Der Kern der grossen Zelle besitzt eine stark abgeplattete, auf dem Schnitte sichelförmige Gestalt.

Tafel VII.

Fig. 10. Placenta materna. Podwyssotzky's Lösung. Saffranin-Lichtgrün.

Die Wandung eines Blutraumes der Plac. mat., welche kein endovasculäres Plasmodium besitzt. Gz' = unveränderte Glycogenzellen; n und m = die das Lumen begrenzenden, veränderten Glycogenzellen. In m sind die rothen und grünen Granula in besonders grosser Anzahl vorhanden. T = die dunkelrothgefärbte, die veränderten von den unveränderten Glycogenzellen abgrenzende Fibrinschicht.

Fig. 11. Placenta materna. Ende der Tragzeit. Bearbeitung wie vorher.

Die stark verdünnte Scheidewand zwischen 2 benachbarten Bluträumen (L, L); S' = stark atrophisches endovasculäres Plasmodium; S' ist dasselbe weniger atrophisch und hier sieht man noch Anhäufungen von Leucocyten (Lkc); Gz' = fettig degenerirte, kein Glycogen mehr besitzende, mehrkernige Glycogenzellen.

Fig. 12. Senkrechter Schnitt durch die Periplacenta in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft. Bearbeitung wie vorher.

G' = die aus dem wuchernden Ectoderm (Ed) in der Form von Knospen herauswachsenden mehrkernigen Riesenzellen; G = fertige, in das degenerirende mütterliche Gewebe hineinwachsende Riesenzellen: Gz' = degenerirende mehrkernige Glycogenzellen; bei m haben dieselben ihr Glycogen vollkommen eingebüsst und zerfallen, grünliche homogene Schollen (d) und feinkörniges Detrit hinterlassend; k = Gruppe von frei gewordenen Glycogenzellenkernen; bei k' werden sie von dem Protoplasma der foetalen Riesenzelle (G) umwachsen; a = homogene grüne Scholle im Protoplasma der Riesenzelle; x = degenerirte Riesenzellen.

Fig. 13. Dasselbe, tiefer in der Schleimhaut gelegene Partie. Hermann's Flüssigkeit, Saffranin-Lichtgrün.

Uep = degenerirtes Uterinepithel: x = degenerirte foetale Riesenzelle; d = Detritmassen verschiedenen Ursprungs.

Fig. 14. Dasselbe. Bearbeitung wie vorher.

Zwei degenerirende epitheliale foetale Riesenzellen.

Fig. 15. Obplacenta, senkrechter Schnitt. Erste Hälfte der Schwangerschaft. Hermann's Lösung, Saffranin-Lichtgrün.

Rz = Schleimhautriesenzellen, welche sich aus dem Perithel und Endothel der Capillaren entwickeln; *C* = Capillare mit Blut; *m* = nicht hypertrophirende, sternförmige Bindegewebszellen; bei *m'* lagern sich dieselben schon der Oberfläche der Riesenzelle auf.

Fig. 16. Dasselbe. Bearbeitung wie vorher.

Rz = Schleimhautriesenzelle, deren Kern und Zellleib sich amitotisch theilen; *C* = Capillare mit Blut; *pt* = nicht hypertrophirende Perithelzelle.

Fig. 17. Dasselbe. Schwangerschaft von 9 Tagen. Podwyssotzky's Lösung, Saffranin-Lichtgrün.

Die Entstehung der Schleimhautriesenzellen der Obplacenta in der Muscularis; *C* = Capillare; *M* = etwas schief durchschnittene glatte Muskelfasern; *Muc* = die Oberfläche der Muscularis, welcher die Schleimhaut aufliegt; *n* und *y* = stark zusammengedrückte und in die Länge gezogene, sich eben erst entwickelnde Riesenzellen; *Rz* = aus der Muscularis herauswachsende, schon ausgebildete Riesenzellen; *x* = die Kerne der letzteren.

Fig. 18. Dasselbe. Mitte der Schwangerschaft. Hermann's Flüssigkeit, Saffranin-Lichtgrün.

Schleimhautriesenzelle mit fragmentirendem Kerne.

Fig. 19. Dasselbe. Mitte der Schwangerschaft. Sublimat, Centrosomenfärbung nach M. Heidenhain (Bordeaux R—Eisenhämatoxylin).

2 eng miteinander verbundene Schleimhautriesenzellen; *a* = die äussere, *b* = die innere Zone des Zellleibes; *k* = Riesenzellenkern; *N* = Nucleolen; *y* = Austreten eines Nucleolus aus dem Kerne.

Fig. 20. Dasselbe. Ende der Tragzeit. Hermann's Lösung. Saffranin-Lichtgrün.

Rz = atrophische Schleimhautriesenzelle; *k* = geschrumpfter Kern mit zackiger Oberfläche; *n* = die peripherische, membranartige Protoplasmaschicht, welche bei der Atrophie der Riesenzelle sich nicht verändert; *m* = heller, mit Flüssigkeit erfüllter, den degenerirenden Zellleib umgebender Raum; *Lkc* = eingewanderter Leukocyt; *Rz'* = spärliche, atrophische Kerne enthaltende Reste der Schleimhautriesenzellen; *x* = in die degenerirende Riesenzelle eindringende einkernige Bindegewebszellen; x_1 = mehrkernige Bindegewebszellen.

(Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Charkow [Professor Kultschitzky].)

Einige Bemerkungen zur Morphologie und Entwickelung der Blutelemente.

Von

Dr. med. **Gregorius Masslow.**

Hierzu Tafel VIII u. IX.

I. Methode.

Bei meinen Studien wandte ich folgende Verfahren an:

1. Blutuntersuchung. Die Blutpräparate wurden nach der Ehrlich'schen Methode angefertigt: Trocknen bei 110° bis 120° C., Ueberfärbung der getrockneten Präparate; Auswaschen in Wasser und Alkohol; Aufhellen in Bergamottöl und Einschluss in Canadabalsam.

Ausser der Methode von Ehrlich wurde die Fixation nach Nikiforow angewandt: die an der Luft getrockneten Präparate wurden auf eine halbe Stunde in eine Mischung von gleichen Theilen Alkohol und Aether übertragen. Ausserdem wurden noch Sublimatlösung ($^1/_2$ %) und Kultschitzky's Flüssigkeit angewendet.

Von allen Fixirungsmethoden lieferte die besten Präparate die Ehrlich'sche.

Die Methode von Nikiforow hat mir weniger befriedigende Resultate geliefert, da die Tinktion der Elemente hierbei nicht so deutlich auftrat, die Umrisse der Zellen und ihrer Kerne verschwommen blieben und die Kernstructur undeutlich erschien. Die anderen Fixirungsgemische besitzen den Mangel, dass bei ihrer Einwirkung im Plasma zahlreiche Niederschläge auftreten, welche die Farbstoffe aufnehmen und festhalten.

Zur Färbung dienten:

a) das Gemisch von sauren Farben nach Ehrlich,

b) die Färbung nach Rieder[1]),

c) von neutralen Farben beide Gemische von Ehrlich und die Spilling'sche Mischung,

d) die basische Farbemischung von Ehrlich.

2. Untersuchung der Organe. Beim Studium von Organen (Knochenmark, Lymphdrüsen und Milz) wurden folgende Fixirungsgemische angewandt: a) von Kultschitzky, b) Flemming, c) Müller, d) $^1/_2$ % Sublimatlösung, e) die von Löwit zur Differenzirung der einen und der anderen Art von Bildungszellen (Erythroblasten und Leukoblasten) in den blutbildenden Organen empfohlene 0,1—0,3 % Platinchloridlösung.

Die besten Resultate lieferte die Flüssigkeit von Prof. Kultschitzky: zu 50procentigem Spiritus wird im Ueberschuss Kali bichromic. und Cuprum sulfuric. hinzugefügt; die Mischung wird 2—3 Tage im Dunkeln gehalten, wobei die Salze allmählich in die Lösung übergehen; dann wird filtrirt und mit Essigsäure angesäuert (5—6 Tropfen Säure auf 100 ccm Lösung); die Fixation geschieht im Dunkeln[2]).

Die in kleine Stücke zerschnittenen Organe wurden auf 5—10 Tage in diese Flüssigkeit gelegt. Hierbei wurde in einigen Fällen die Milz, bevor sie noch aus dem Thier entfernt war, mit derselben Flüssigkeit von der Arterie aus injicirt. Nach Beendigung der Injection wurden die zu- und abführenden Milzgefässe unterbunden und dann das ganze Organ 24—48 Stunden in das Gemisch gelegt, worauf behufs weiterer Fixation das Organ in kleine Stücke zerlegt wurde. Die auf diese Art fixirten Stückchen wurden in Alkohol (98°) übertragen; weiterhin folgte Aufhellung in Xylol und Einbettung in Paraffin.

Fast gleich befriedigende Präparate lieferte die Flemming'sche Flüssigkeit, während die Objecte aus der Müller'schen Flüssigkeit weniger demonstrative waren.

Die Sublimatlösung und die Löwit'sche Lösung erwiesen sich gleicherweise als ungünstig.

Als die besten Farbencombinationen zeigten sich: Hämatoxylin und Aurantia, Hämatoxylin und Orange (G), Hämatoxylin

1) Rieder, Atlas der klinischen Mikroskopie des Blutes. Leipzig 1893.

2) Prof. N. Kultschitzky, Grundzüge der praktischen Histologie. Charkow 1889 (russisch).

und Rubin und Helianthin. Bei der Doppelfärbung wurden die Schnitte zuerst auf $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde in Friedländer's Hämatoxylin gelegt, darauf in destillirtem Wasser ausgewaschen und dann in eine mit Essigsäure leicht angesäuerte gesättigte Lösung von Aurantia oder Orange übertragen. Unter Einwirkung dieser Lösungen verlor sich der Ueberschuss von Hämatoxylin, an dessen Stelle die andern Farben traten, wobei sie alles, ausser dem Kernchromatin tingirten; letzteres behält sehr gut das Hämatoxylin. Der Uebersebuss von Aurantia und Orange wurde durch schnelle Auswaschung der Schnitte in Alkohol entfernt. Es folgte die Aufhellung in Bergamottöl, der Einschluss in Canadabalsam.

Bei der dreifachen Färbung wurden die Schnitte anfangs mit Hämatoxylin gefärbt ($^1/_4$—$^1/_2$ Stunde); nach Auswaschen in destillirtem Wasser kamen sie für dieselbe Zeit in eine mit Essigsäure angesäuerte $^1/_4$ % wässrige Rubinlösung. Die in Rubin überfärbten Präparate wurden nach der zweiten Auswaschung in Wasser ungefähr auf $^1/_4$ Stunde (zuweilen kürzere Zeit) in ebenfalls mit Essigsäure angesäuerte wässrige Helianthinlösung gebracht. In letzterer Lösung wird der Rubinüberschuss extrahirt. Ferner entfernt man den Ueberschuss von Helianthin durch Alkohol; Aufhellung und Einschluss wie oben. Die Kerne sämmtlicher Zellen erscheinen blau, die hämoglobinhaltigen Elemente (die kernlosen und nicht immer die kernhaltigen rothen Blutkörperchen — letztere sind meistentheils schwach tingirt —) sind durch Rubin roth; alles übrige, das Protoplasma sowohl der Leukocyten als auch der Erythrocyten, die ihr Hämoglobin verloren haben, sind durch Helianthin gelb gefärbt. Diese dreifach combinirte Färbung wird schon seit langer Zeit von Prof. Kultschitzky für verschiedene Zwecke verwendet.

II. Die farblosen Blutkörperchen.

Wir können folgende morphologisch scharf gesonderte Gruppen von farblosen Elementen des normalen Blutes aufstellen:

In Betreff der Grösse zerfallen die in Rede stehenden Elemente in zwei grosse Gruppen: I. Gruppe der Lymphocyten[1]),

1) Die Benennung „Lymphocyten" passt eigentlich nicht vollkommen zu den Elementen dieser Gruppe, da sie sich nicht ausschliesslich nur in den Lymphdrüsen entwickeln.

zu welcher Körperchen von verhältnissmässig geringer Grösse gehören, und II. Gruppe der eigentlichen Leukocyten, welche alle übrigen farblosen Blutkörperchen umfasst; letztere unterscheiden sich von den oben erwähnten unter Anderem noch durch ihre bedeutendere Grösse.

Die I. Gruppe zerfällt ihrerseits in A) Gruppe kleiner Lymphocyten und B) Gruppe grosser Lymphocyten.

A. Die kleinen Lymphocyten sind Körperchen von sphärischer Form. Sie charakterisiren sich durch ihre geringe Grösse, die die Dimensionen der Erythrocyten nicht übertrifft oder sogar den letzteren etwas nachsteht; sie besitzen einen meistens vollkommen regelmässigen, runden Kern, der scharf contourirt ist und sich mit Hämatoxylin und anderen Kernfarben intensiv färben lässt; weit seltener hat der Kern eine schwach ausgesprochene elliptische Form, und zuweilen ist an seiner Peripherie eine kaum bemerkbare Einbuchtung zu beobachten. Im Allgemeinen sind die in Rede stehenden Elemente sehr arm an Protoplasma; manchmal ist letzteres in so geringer Menge vertreten, dass der Kern wie nackt erscheint; in der Mehrzahl jedoch bildet das Protoplasma einen schmalen Saum um den Kern, entweder von gleichmässiger Breite (der Kern liegt im Centrum des Zellleibes), oder von ungleichmässiger Breite (der Kern liegt excentrisch). An ausgetrockneten und gefärbten Präparaten ist es unmöglich, im Protoplasma eine Körnung nachzuweisen.

B. Die grossen Lymphocyten besitzen ebenfalls eine sphärische Form, unterscheiden sich von ersteren durch ihre die Dimensionen der Erythrocyten übertreffende Grösse und die grösseren Kerne. Die Kerne sind bald rund, bald länglich elliptisch; an der Peripherie des Kernes trifft man hier häufiger eine oft scharf gezeichnete Einbuchtung an; der Kern färbt sich intensiv. Die Elemente dieser Gruppe besitzen eine weit grössere Menge körnigen Protoplasmas. Manchmal nehmen diese grossen Lymphocyten nur sehr wenig Farbstoff an. In pathologischem Blute kann das Protoplasma der Lymphocyten, dem Anscheine nach, eosinophile (?) Körner enthalten, wie Waldstein[1]) be-

1) Waldstein, Beobachtungen an Leukocyten, sowie über einige therapeutische Versuche mit Pilocarpin u. s. w. Berliner klin. Wochenschrift, 1895, Nr. 18, S. 398.

richtet; Letzterer hat ähnliche Elemente mit sehr feinen Körnern im Blute Diphtheriekranker gefunden.

Die II. Gruppe der Leukocyten besteht aus Elementen dreier Arten: C) einkernige Leukocyten mit einem mehr oder weniger regelmässig geformten Kerne, D) einkernige Leukocyten mit polymorphem Kerne und endlich E) vielkernige Leukocyten.

C. Einkernige Leukocyten. Die Grösse derselben ist verschieden, übertrifft jedoch stets die der Lymphocyten. Der Kern ist verhältnissmässig gross, immer von mehr oder weniger oblonger, ovaler Form, selten besitzt er eine streng ovale Form; bei weitem häufiger bieten die Kerne dieser Leukocyten an der Peripherie deutliche Einbuchtungen (1—2) dar; sie färben sich nicht immer gleich intensiv, zuweilen nehmen die Kerne nur schwache Färbung an. Sowohl diese letzteren, als auch die obenerwähnten grossen Lymphocyten mit undeutlicher Structur entsprechen den Leukocytenschatten von Klein[1]), der sie für den Ausdruck eines beginnenden Absterbens hält. Die Leukocyten dieser Gruppe unterscheiden sich ferner durch eine grössere Menge Protoplasma, das gewöhnlich homogen erscheint. Jedoch kann ein Theil dieser Elemente auch im normalen Menschenblute granulirtes Protoplasma haben, wobei die Körnung häufiger eine basophile ist; manchmal aber treten im Zellleibe derselben die ersten Merkmale von neutrophilen Granula auf. Bei normalen Zuständen des Organismus enthält das Protoplasma der in Rede stehenden Art von einkernigen Leukocyten scheinbar keine eosinophilen Körner. Mir wenigstens ist es niemals gelungen, solche Formen zu beobachten, und bei keinem Autor sind irgend welche Andeutungen darüber zu finden. Unter pathologischen Verhältnissen aber können solche Formen sowohl im Blute als auch in manchen Secreten angetroffen werden. Hierher gehören die Beobachtungen von Klein, wahrscheinlich auch diejenigen von Spilling[2]); derselbe fand im leukämischen Blute „kleinere und kleinste Formen" von eosinophilen Zellen. Letzterer traf ausserdem in demselben Blute einkernige Elemente mit einer

1) Klein, Die diagnostische Verwerthung der Leukocytose. Sammlung klinischer Vorträge. Leipzig 1893, Nr. 87.

2) Spilling, Ueber Blutuntersuchung bei Leukämie. Farbenanalyt. Unters. z. Histol. u. Klinik des Blutes. Inaug.-Diss. Berlin 1891.

Masse neutrophiler Granula in ihrem Protoplasma an. Gabritschewsky fand viele einkernige eosinophile Leukocyten im Sputum bei Bronchialasthma, wie das aus der seiner Arbeit beigelegten Abbildung zu ersehen ist.

Im Blute junger Thiere (Hunde) kommen normal in ziemlich grosser Menge einkernige (selten doppelkernige) Elemente vor, die sich von den übrigen Körperchen durch ihre ungewöhnlich grossen Dimensionen scharf abheben. Diese Elemente besitzen stets eine grosse Menge nicht granulirten Protoplasmas und einen grossen ovalen Kern von guter Färbbarkeit. Für die Bildungsstätte dieser Körperchen wird gewöhnlich das Knochenmark gehalten. Im Menschenblute kommen die genannten Gebilde nur in pathologischen Fällen vor, so z. B. bei myelogener Leukämie; ihr Protoplasma enthält dann oft eine eosinophile, seltener eine neutrophile Körnung.

D. Die polymorphkernigen Leukocyten unterscheiden sich, wie auch die übrigen Elemente dieser Art, von den Lymphocyten durch ihre bedeutende Grösse. Höchst charakteristische Eigenschaften zum Unterschied von den übrigen Leukocyten bieten ihre Kerne dar, welche entweder in Gestalt verschiedenartig gekrümmter wurstförmiger Bildungen erscheinen, wobei die Kernform oft an Buchstaben erinnert — O (gelöcherte Form), U, V, S, C u. s. w., oder der Kern bildet eine complicirtere, aus mehreren verschieden grossen Theilen bestehende Figur, dieselben sind verbunden mittelst mehr oder weniger dünner Fäden, die gleich der Kernsubstanz die gewöhnlichen Kernfarben gierig aufnehmen. Auf dem dunklen Grunde der intensiv tingirten Kernfigur beobachtet man intensiver gefärbte, dünne oder dicke fädenartige Bildungen, deren Verbindung ein mehr oder weniger grobes Kernnetz vorstellt. Uebrigens findet man unter diesen Körperchen auch solche, deren Kerne schwach gefärbt sind und keine netzähnliche Structur aufweisen; sie erscheinen wie aufgequollen, verwischt.

Die polymorphkernigen Leukocyten sind hauptsächlich die Träger der neutrophilen Körnung; seltener enthält ihr Protoplasma eosinophile Körner; häufig ist es auch homogen.

Im normalen Blute beobachtet man unter den in Rede stehenden körnigen Elementen dann und wann Körperchen, welche ihrem Charakter nach den Leukocytenschatten von Klein ent-

sprechen. Das sind Elemente mit sehr blassem, kaum sichtbarem Protoplasma, dessen Umrisse sehr undeutlich sind; im Protoplasma befinden sich spärliche Granula; dieselben werden häufig in grösserer oder geringerer Anzahl auch in der Umgebung des Körperchens angetroffen; ihre Kerne sind sehr schwach gefärbt und homogen, ohne jegliche Zeichen einer Differenzirung der Chromatinsubstanz.

Nach Uskow's[1]) Ansicht „sind die vielkernigen (polymorphkernige und eigentlich vielkernige) weissen Blutkörperchen das älteste lebensfähige Zellelement des Blutes mit den Zeichen einer beginnenden regressiven Metamorphose in ihrem Vermehrungsorgane".

Dekhuyzen[2]) meint, dass die polymorphkernigen und polymerkernigen Leukocyten einen normalen erwachsenen Zustand, aber kein Degenerationsstadium vorstellen. Die Tendenz des Leukocytenkernes zur Polymerie sei nicht als der Ausdruck eines beginnenden Absterbens der Zellen aufzufassen, sondern als ein physiologischer Vorgang bei der Erreichung des erwachsenen Zustandes.

Ebenso weisen auch Flemming's[3]) Beobachtungen über Mitosen an polymorphen Kernen darauf hin, dass die Kerne vollkommen lebensfähig sind und sich vermehren können.

E. Die eigentlichen vielkernigen Leukocyten besitzen alle Eigenschaften der Elemente der vorigen Art, sowohl in Bezug auf Grösse der Körperchen, als auch im Sinne des Charakters ihres Protoplasmas (körnigen oder homogenen). Das einzige Charakteristicum besteht in dem Vorhandensein zweier oder mehrerer vollkommen isolirter Kerne, welche mit einander nicht verbunden sind. Auch hier begegnet man schwach tingirten Kernen mit nur undeutlich ausgeprägter Struktur. Vielkernige Leukocyten sind im Blute nur in sehr geringer Anzahl vertreten.

Nach Howell's Ansicht entstehen die polynucleären Ele-

---

1) Uskow, Blut als Gewebe. St. Petersb. 1890 (russisch).

2) Dekhuyzen, Ueber das Blut der Amphibien. Anatomischer Anzeiger. 1892.

3) Flemming, Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphären. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 37, 1891.

mente aus den polymorphkernigen durch Kernfragmentation, nach welcher wahrscheinlich der Zerfall der ganzen Zelle stattfindet. Flemming erklärt ebenfalls das Vorkommen von mehreren Kernen in den Leukocyten durch eine Kernfragmentation, wobei er die letztere als einen Process ansieht, der nicht zur physiologischen Vermehrung der Zellen führt. Deshalb sind die auf diesem Wege entstandenen Elemente zur Reproduction nicht fähig, sondern eher zum Absterben bestimmt, wenngleich sie noch sehr lange in den Geweben und Säften des Organismus leben könnten.

Nach Kölliker ist der Uebergang der Lymphkörperchen zu polynucleären Formen die Folge eines Zerfalls des einfachen Kernes, der den Zerfall der ganzen Zelle einleitet.

Löwit[1]) glaubt ebenfalls, dass die mononucleären Zellen, aus den blutbildenden Organen ins Blut gelangend, hier eine ganze Reihe von degenerativen Veränderungen erleiden, die nicht zur Neubildung von Kernen oder Zellen führen. Hier geschehe einfach ein Zerfall des Kernes in mehrere Fragmente, zu welchem später wahrscheinlich auch der Zerfall der ganzen Zelle hinzutrete.

Gleicherweise hält auch Müller[2]) die polynuclären und polymorphkernigen Leukocyten nicht für selbständige Zellformen, sondern nur für den Ausdruck eines zeitweiligen Zustandes einer und derselben Zellenart, der sich noch weiter verwandeln könne.

Was den genetischen Zusammenhang sämmtlicher besprochener Leukocytenformen anbelangt, so ist zu bemerken, dass wir, ungeachtet der scheinbaren scharfen Isolirung einzelner Arten, eine nahe Verwandtschaft zwischen ihnen annehmen müssen, da viele unbestreitbare Thatsachen mit grosser Wahrscheinlichkeit für die Umwandlung der einfachsten Arten in complicirtere sprechen, wie das auch heutigen Tages von vielen Autoren (Dekhuyzen, Flemming, Gulland, Uskow, Howell, Müller, Biondi etc.) anerkannt wird. So sind nach

---

1) Löwit, Ueber Neubildung u. Zerfall weisser Blutkörperchen. Ein Beitrag zur Lehre von der Leukämie. Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 92, Abth. 3, 1885.

2) Müller, Zur Frage der Blutbildung. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, Bd. 98, Abth. III, Heft VI, 1889.

Biondi[1]) die verschiedenen farblosen Blutkörperchen — mono- und polynucleäre, fein- und grobkörnige — nur Entwickelungsstadien einer und derselben Zellform.

Für die Umwandlung spricht die Thatsache des Vorhandenseins von Uebergangsformen zwischen kleinen Lymphocyten (A) und mononucleären Leukocyten (C) im Blute und in den blutbildenden Organen. Als solche Uebergangsformen kann die Gruppe der grossen Lymphocyten (B) gelten, die die Mitte zwischen beiden genannten Zellarten einnehmen, sowohl nach der Grösse der Körperchen selbst, als auch nach der Menge des Protoplasmas und der Grösse ihrer Kerne.

Weiterhin spricht für den Uebergang der Lymphocyten in Leukocyten noch jener Umstand, dass die Kerne der ersteren häufig mit einer Einbuchtung (die Andeutung eines späteren Polymorphismus des Leukocytenkernes) versehen sind.

Endlich wird die nahe Verwandtschaft der in Rede stehenden Formen noch durch die vollkommene Identität der Lymphdrüsenelemente mit den jüngsten Elementen der Malpighischen Körperchen der Milz bestätigt. Die Malpighi'schen Körperchen bieten eben das am schärfsten ausgeprägte Bild einer allmählichen Verwandlung der sehr kleinen mononucleären Zellen mit relativ grossem Kern und geringer Menge Protoplasma (Aehnlichkeit von kleinen Lymphocyten des Blutes und andererseits von der Mehrzahl der Elemente der Lymphfollikel) in mononucleäre Elemente, welche sich durch ihre grossen Kerne und ihre grosse Menge Protoplasma auszeichnen (Aehnlichkeit mit mononucleären Leukocyten).

Der Uebergang der mononucleären Leukocyten zu den polynuclären stellen die mononuclären Formen vor, deren Kern mit einer Einbuchtung versehen ist. In Folge der Vergrösserung der anfangs schwach ausgesprochenen Einbuchtung kommt der hufeisenförmige, wurstähnliche Kern zu Stande. Dieser letztere, sich vielfach krümmend, kann die bizarrsten Formen annehmen. Die Entstehung dieser letzteren könnte theilweise durch die amöboide Bewegung der Leukocyten erklärt werden (Gulland, Jegorowsky).

---

1) Biondi, Untersuchungen über d. weissen Blutkörperchen bei Leukämie. Refer. Berlin. klin. Woch. Nr. 29, 1895.

Es giebt aber Beobachtungen, die Veranlassung geben, dem Kerne die Fähigkeit zu selbständigen Bewegungen zuzuschreiben. Für die Selbständigkeit dieser Bewegungen spricht theilweise jener Umstand, dass die polymorphen Kernfiguren häufig auch in solchen Körperchen (des Blutes und der Organe) vorkommen, deren protoplasmatischer Zellleib die regelmässigen Umrisse behalten hat und keine Zeichen der Veränderung seiner Configuration darbietet.

Zu Gunsten der erwähnten Vermuthung sprechen ebenfalls die directen Beobachtungen über die Kernbewegungen der farblosen und rothen Blutkörperchen.

So will ich nur an die bekannten Beobachtungen von Brandt[1]), Maragliano und Castellino[2]), Lavdowsky[3]) und Müller erinnern.

Weiterhin lässt Flemming[4]) die Möglichkeit der Bildung von durchlöcherten, ringförmigen Kernen aus mitotischen Theilungsfiguren zu.

Gegenüber der Ansicht Rath's, der die erwähnte Mitosenform für anormal und die auf diese Weise entstandenen Kerne unfähig zur weiteren Theilung hält, erkennt sie Flemming als vollkommen normal an, da sich nach seiner Meinung solche Kerne wieder mitotisch theilen können.

Folglich bilden sich aus den mononucleären Leukocyten mit einfachem (rundem) Kerne polymorphnucleäre Formen mit einem complicirten Kerne, und aus diesen letzteren entstehen dann die polynucleären Elemente, wie oben gesagt worden ist.

Von den verschiedenen Klassificirungen der farblosen Elemente sind nur diejenigen beachtenswerth, als die am meisten

1) Brandt, Bemerkungen über die Kerne der rothen Blutkörperchen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.

2) Maragliano und Castellino, Ueber die langsame Nekrobiosis der rothen Blutkörperchen sowohl in normalem wie auch in pathologischem Zustande u. s. w. Zeitschr. f. klin. Medic., Bd. XXI, Heft 5 u. 6.

3) Lavdowsky, Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes. Virchow's Arch., Bd. 96—97, 1884—1885.

4) Flemming, Zelltheilung. Amitose und besondere Formen der Kerntheilung. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. III, 1894.

rationellen, zu deren Grundlage beständige und unveränderliche Merkmale verwendet sind, wie das die typischen morphologischen Eigenschaften einzelner Arten darbieten. In dieser Hinsicht müssen in erster Reihe die charakteristischen Unterschiede der Kerne genannt werden, d. h. ihre Form, Grösse, ihre Menge und weiterhin die Grösse des Körperchens selbst, das gegenseitige Verhältniss der Grösse des Kernes zur Protoplasmamenge, der Charakter dieses letzteren (Körnung). Nur alle diese Merkmale, zusammengenommen, erlauben, uns in dieser auf den ersten Blick so bunten Mannigfaltigkeit der farblosen Blutkörperchen zurechtzufinden. Deshalb kann ich auch den Versuch nicht für rationell halten, sämmtliche mannigfaltigen Leukocytenformen auf Grund irgend eines Merkmals zu sondern, wie das früher Wharton Jones[1]) in Bezug auf die Protoplasmakörnung und in neuester Zeit Lavdowsky gethan haben, umsomehr, da auch die Granula, wie es sich erwiesen hat, nicht allein Grössenverschiedenheiten darbieten. Andererseits compliciren manche Forscher bedeutend die in Rede stehende Klassifikation, indem sie solche Arten sondern, die nur als Varietät schon bekannter Formen erscheinen (so z. B. die Leukocytenschatten von Klein).

Eine solche z. B. ist die complicirte Gruppirung der farblosen Blutelemente von Uskow, die auf vermeintlichen Reifestadien der Blutelemente begründet ist, die ich jedoch als eine berechtigte und zu empfehlende nicht anerkennen kann.

Wie bekannt, hat Ehrlich[2]), indem er bei seinen Studien die Anilinfarben anwandte, uns ein vollkommen neues Princip behufs Unterscheidung der einzelnen Arten von farblosen Blutelementen geliefert. Er hat bemerkt, dass die in ihrem Zellleibe vorkommende Körnung für jede Leukocytenart charakteristische Eigenschaften besitzt.

Er unterscheidet drei Grundarten von Körnung der farblosen Blutelemente: 1. die acidophile (eosinophile), die nur saure Anilinfarben aufnimmt, 2. die basophile, welche sich durch ba-

---

1) Wharton Jones, The Blood-corpuscle considered in its different Phases of Development in the Animal Series. I. Vertebrata. II. Invertebrata. Philosophical Transaction, 1845.

2) Ehrlich, Ueber die specifischen Granulationen des Blutes. Farbenanalyt. Untersuch. zur Histologie u. Klinik des Blutes. Berlin 1891.

sische Farben tingiren lässt, und 3. die neutrophile Körnung, die die Fähigkeit besitzt, ausschliesslich eine neutrale Farblösung im Sinne Ehrlich's aufzunehmen und die folglich eine gemischte Färbung annimmt, deren Nüancen jedoch in weiten Grenzen variirt, theils in Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Farbengemisches, theils aber von Bedingungen, welche bis jetzt noch unbekannt sind.

Ehrlich gegenüber behauptet Rieder[1]), ihm sei gelungen, die Anwesenheit von mononucleären und polynucleären neutrophilen Zellen im Blute einiger Thiere (Kaninchen, Meerschweinchen) zu beweisen, sowohl bei normalen Thieren als auch bei künstlich hervorgerufener Leukocytose durch Einführung von bakteriellen Giften (Pyocyaninprotein) in das Blut. In beiden Fällen war die Anzahl der erwähnten Zellen keine bedeutende.

In Uebereinstimmung mit Rieder gelang es mir, bei einigen scheinbar vollkommen gesunden Thierarten im Blute eine kleine Menge von neutrophilen Leukocyten zu finden. In allen Fällen wurde das Blut nach Ehrlich's Methode fixirt. Ich fand solche bei mehreren Meerschweinchen, ebenso im Katerblut, wo die neutrale Farblösung (saures Fuchsin+Methylenblau) eine grosse Menge Leukocyten, die im Protoplasma eine Masse von Granula enthalten, welche bald deutlich violett, bald röthlichviolett tingirt sind, zeigte; die Körner besassen gewöhnlich eine gleiche Grösse. Auch bei jungen Hühnchen und beim Wespenfalken sah ich neutrophile Leukocyten.

Nicht alle Autoren übrigens stimmen mit der Ansicht Ehrlich's über die Specifität der Leukocytengranula überein. Griesbach[2]) stellt sogar die Existenz der Leukocytenkörnung als solche ganz in Abrede und hält das körnige Aussehen für den optischen Ausdruck eines besonderen Baues des Protoplasmas.

---

1) Rieder, Beiträge zur Kenntniss der Leukocytose und verwandter Zustände des Blutes. Leipzig 1892.

2) Griesbach, Beiträge zur Kenntniss des Blutes. Ueber die amöboiden Zellen des Blutes und ihre Betheiligung an der Gerinnung desselben. Arch. f. d. gesammt. Physiologie, Bd. 50, H. IX—X, 1891. — Derselbe, Ueber die normale Gestalt und die Gestaltveränderungen der Leukocyten des Blutes von Wirbellosen und Wirbelthieren. Verhandlung. des X. internat. med. Congresses, Bd. II, Abth. 1, Anat, 1891.

Er unterscheidet im Zellkörper zwei verschiedene Substanzen — die Gerüstsubstanz oder Spongiosa und die Zwischensubstanz.

Partikelchen der Gerüstsubstanz und der Zwischensubstanz können sich abschnüren; die auf solche Art entstandenen körnerähnlichen Bildungen, aus dem Zellkörper in die Umgebung gelangend, können aus der Zelle ausgetretene Körner vortäuschen. Jedoch ist es nach Griesbach möglich, an diesen körnerähnlichen Gebilden doppelte Contouren nachzuweisen, welcher Umstand nach dem Autor auf combinirte Abschnürung eines Stückchens von der Zwischensubstanz mit einem dasselbe umgebenden und in Zusammenhang gebliebenen ringförmigen Theilchen losgerissener Gerüstsubstanz hinweist.

Der Ansicht Griesbach's widersprechen jedoch folgende Umstände. Die Leukocytengranula haben stets eine regelmässige Form, die Umrisse sind glatt, ohne Unebenheiten, wobei die Regelmässigkeit der Form sowohl an Körnern, die in der Zelle enthalten sind, als auch an denjenigen, welche aus derselben in die Umgebung ausgetreten sind, auffällt. Betrachtet man aber die der Griesbach'schen Arbeit beigelegten Abbildungen, so springt sofort in die Augen die auffallende Unregelmässigkeit, die eckigen Umrisse der von ihm gezeichneten falschen Granula. Zweitens gelingt es niemals, an echten Körnern eine Doppelcontourirung ihres peripherischen Theiles zu constatiren. Endlich ist die Körnung kein beständiger und unveränderlicher Bestandtheil des Leukocytenprotoplasmas.

Altmann[1]) hat bekanntlich behauptet, dass die Granula allen Zellen zukämen, somit nichts für die Leukocyten besonderes seien. Indessen hatte auch Altmann Fälle, wo es ihm nicht gelang, irgend welche Körnung nachzuweisen, wenn „der Zellleib trotz sorgfältiger Differenzirung mit Picrin gleichmässig roth blieb und bei übermässiger Differenzirung gleichmässig farblos wurde; es war demnach nicht zu entscheiden, ob es sich hier um eine gleichartige Substanz oder um so kleine und dichte Granula handelte, dass dieselben mit den heutigen Objectiven nicht mehr aufgelöst werden können".

Letztere Vermuthung ist offenbar hervorgerufen worden durch das Bestreben, der Granulalehre allgemeine Geltung zu erhalten.

1) Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig 1890.

Auch im Blute kommen „sicher körnchenfreie Zellen“ vor, wie Ehrlich richtig bemerkt.

Wie müssen wir nun aber die Körnung ansehen? Sind wir berechtigt, dieselbe als eine specifische, dem Leukocytenkörper eigene Bildung zu betrachten, deren Herkunft auf die Lebensthätigkeit dieser letzteren zurückzuführen ist, oder stellen im Gegentheil die Granula dem Leukocytenkörper fremde Bildungen vor, welche von den Leukocyten von aussen her aufgenommen sind? Das ist z. B. Hoyer's Ansicht über die Herkunft der eosinophilen Granula in Folge dessen, dass Bruchstücke von zerfallenen Erythrocyten oder Hämoglobin durch farblose Blutzellen aufgenommen worden seien.

Die bisher gewonnenen Thatsachen scheinen eher zu Gunsten der ersten Vermuthung zu sprechen. In dieser Hinsicht verdient die Granulaform eingehender betrachtet zu werden, da namentlich in den Leukocyten eigenthümliche Formen dieser Gebilde gefunden sind, die in keinen anderen Zellen vorkommen. Wenigstens beobachtet man bei manchen Thierarten (Vögeln) ausser sphärischen noch Granula von kurzer Stäbchenform mit abgerundeten Enden (Ehrlich); ausserdem sind im Blute und Knochenmarke der Vögel Elemente mit ovalen Körnern (Bizzozero und Torre[1]) aufgefunden worden; endlich giebt es Granula in Form einer an beiden Enden zugespitzten Spindel, welche im Centrum einen runden ungefärbten Punkt besitzt (Bizzozero[2]). Bizzozero erwähnt jedoch nur flüchtig dieser letztgenannten eigenthümlichen intracellulären Bildungen.

Mir gelang es, die soeben erwähnte Art von Körnung im Vogelblute (Hühnchen) zu beobachten. Hier trifft man ausser den Leukocyten mit gewöhnlichen runden Granula eine grosse Menge von Elementen, deren Zellleib mit stäbchenförmigen Körnern dicht gefüllt ist. Besonders demonstrative Bilder erhielt ich an Präparaten, die nach Ehrlich's Methode fixirt und mit neutralen Mischungen gefärbt waren.

Bei starken Vergrösserungen präsentiren sich die stäbchen-

---

1) Bizzozero und Torre, Ueber die Blutbildung bei Vögeln. Centralblatt f. d. medicin. Wissenschaft, 1880, Nr. 40.

2) Bizzozero, Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. 1890, Bd. 35.

förmigen Körner in höchst verschiedener Form: bald erscheinen sie als feine, glatte Stäbchen mit abgerundeten Enden, bald als dickere und verhältnissmässig kurze eiförmige Bildungen; häufig findet man Körner, die das Aussehen von dicken, kurzen und regelmässigen ovalen oder schmäleren und längeren Spindeln mit zugespitzten, zuweilen bedeutend ausgezogenen Enden darbieten; nicht selten haben die Granula mehr bizarre Umrisse, an die Mondform oder die eines dicken Kommas erinnernd, in anderen Fällen ist ein Pol der Eifigur stark ausgezogen und zugespitzt u. s. w.

In der Substanz der dickeren Stäbchen unterscheidet man deutlich einen ganz hellen, ungefärbten runden Punkt, der auf dem dunklen Grunde des Körnchens scharf hervortritt (s. Taf. VIII, Fig. 2 u. 3). Der genannte Punkt ist gewöhnlich im centralen Theile des Körnchens gelegen, seltener ist er mehr oder weniger zu einem von den Polen der oblongen Bildung hin verschoben. Im letzteren Falle erscheint der betreffende Pol oft keulenförmig aufgetrieben, während bei centraler Lage des hellen Punktes nur selten der mittlere Theil des verlängerten Körnchens aufgetrieben ist. Mit dem erwähnten hellen Punkte ist die Mehrzahl der Körner versehen; indessen kommen auch Formen vor, die ganz homogen erscheinen und gleichförmig tingirt sind. Jedes stäbchenförmige Körnchen besitzt nur einen hellen Punkt, wobei die Grösse der Punkte eine sehr unbedeutende und ziemlich constante ist.

Im Allgemeinen haben die Körner einer und derselben Zelle eine fast gleiche Grösse und ungefähr gleiche Form; häufig aber werden auch solche Elemente angetroffen, deren Körner ziemlich verschieden sind: neben dünnen, langen und geraden Stäbchen findet man mehr oder weniger gekürzte, dicke Körner, die sich der Form nach bald einem Oval, bald einer Ellipse oder einem Kreise nähern.

Zuweilen werden einzelne Körner aus dem Leukocytenkörper hinausgestossen und liegen frei in der Nachbarschaft desselben. Der Zellleib solcher Leukocyten ist gewöhnlich undeutlich ausgeprägt, wie verwischt; seine Umrisse sind vollkommen unsichtbar.

Neben diesen, scheinbar zerfallenden Leukocyten erblickt man Elemente mit ziemlich scharf contourirtem protoplasmatischen

Leibe von unregelmässiger Form; in demselben sind grosse Granula enthalten, welche intensiv dunkel violett gefärbt erscheinen. Ein Theil der Granula zeigt einen centralen hellen Punkt und zeichnet sich durch die regelmässige Eiform, zuweilen mit einem stark zugespitzten Pol, aus; ein anderer Theil der Körner besitzt nicht eine so regelmässige Form und entbehrt des hellen Punktes.

Ausser den beschriebenen Formen beobachtet man an denselben Präparaten Leukocyten von ziemlich regelmässiger Form mit scharfen Umrissen und mit einem schwach grünlich gefärbten Kerne. In ihrem Protoplasma befinden sich in grosser Menge grobe Körner verschiedener Grösse, die regelmässig rund sind (s. Taf. VIII, Fig. 6 u. 7); diese Granula sind ebenfalls dunkelviolett tingirt. Es ist zu bemerken, dass die runden Granula niemals einen centralen hellen Punkt besitzen. Diese Art von Leukocyten macht im Vogelblute die Minderzahl aus.

In demselben mit der Mischung aus Eosin und Hämatoxylin nach Ehrlich gefärbten Hühnchenblute begegnet man Leukocyten mit ungewöhnlich origineller Protoplasmafärbung. Auf den ersten Blick scheint ihr Protoplasma von ziemlich dicken Fäden durchzogen; letztere sind gleich den Kernen durch Hämatoxylin dunkelblauviolett tingirt, wobei die Fäden im Allgemeinen schwächer gefärbt erscheinen; ihrer Tinktion ist häufig Eosinfärbung beigemengt. Die allgemeine Anordnung der Fäden erinnert an diejenige der in einem Knäuel zusammenliegenden Chromosomen. An einzelnen Elementen gelingt es zu beobachten, dass sich die helleren Räume zwischen den erwähnten Fäden bald als längere, bald als kürzere, verschieden dicke spindelförmige Figuren präsentiren, die häufig an beiden Enden zugespitzt sind. Auf diese Weise macht es den Eindruck, als ob die stäbchenförmigen Granula in diesen Leukocyten ungefärbt geblieben und die zwischen den Granula durchscheinenden Felder des Protoplasmas durch Hämatoxylin oder durch die Mischung des letzteren mit Eosin tingirt wären (s. Taf. VIII, Fig. 8, 9, 10). Dasselbe Bild erhält man auch an mit neutraler Lösung gefärbten Präparaten, wenngleich in letzterem Falle die Bilder weit weniger deutlich sind.

Durch diesen Umstand lässt sich vielleicht auch die löchrige Beschaffenheit des Protoplasmas der von Uskow geschilderten eigenthümlichen Leukocytenformen erklären.

Bei der Färbung mit der sauren Lösung von Ehrlich lassen sich in einigen Leukocyten die stäbchenförmigen Granula durch Eosin tingiren. Nach Schwarze[1]) gehören die im Blute und in den blutbildenden Organen der Taube vorkommenden Leukocyten zur Kategorie der eosinophilen Bildungen, da hier nur solche Formen beobachtet wurden, die die Eosinreaction gaben.

Im Blute eines anderen Hühnchens wies die vorwiegende Mehrzahl der Leukocyten bei der Färbung mit der zweiten Ehrlich'schen neutralen Farblösung (saures Fuchsin+Methylenblau) eine Körnung auf, welche aus einzelnen, zuweilen stark ausgezogenen Bildungen von verschiedener Dicke und mit zugespitzten Enden bestand. Diese Körner färbten sich deutlich violett. An schwächer tingirten Bildungen dieser Art gelingt es, im Centrum vieler Stäbchen einen runden Punkt zu erkennen, der weit intensiver dunkelviolett gefärbt ist und deshalb auf dem allgemeinen helleren Grunde der stäbchenförmigen Bildung scharf hervortritt (s. Taf. VIII, Fig. 4).

Neben den beschriebenen granulirten Leukocyten befinden sich in demselben Blute, wenngleich in weit geringerer Menge, noch Elemente mit Granula von regelmässiger runder Form.

Im Blute eines dritten Hühnchens wurden bei der Tinction mit der neutralen Mischung nach Spilling (saures Fuchsin+Methylgrün) Leukocyten mit stäbchenförmigen Körnchen angetroffen, die wie im vorigen Falle auch mit einem centralen runden, intensiv dunkelviolett tingirten Punkte versehen sind (s. Taf. VIII, Fig. 5). Auch im gegebenen Falle wurden nicht in allen Körnern eines und desselben Leukocyten diese centralen Bildungen wahrgenommen; bei der Mehrzahl der Leukocyten zeigten die stäbchenförmigen Granula keine centralen Punkte.

Wie beim Hühnchen, so kommen auch beim Wespenfalken ausser den neutrophilen stäbchenförmigen Körnern noch oxyphile vor.

Hier sei bemerkt, dass die stäbchenförmigen Granula kein ausschliessliches Zubehör der farblosen Elemente im Vogelblut ausmachen, wie das bisher angenommen wurde.

---

1) Schwarze, Ueber stäbchenhaltige Lymphzellen bei Vögeln. Centralblatt f. d. med. Wissenschaft, 1880.

So fand ich diese Form in einem Falle auch im Milzvenenblute einer schwangeren Katze. Bei der Färbung mit der neutralen Lösung von Ehrlich oder Spilling treten diese Bildungen sehr deutlich hervor; sie erscheinen bald als etwas verlängerte ovale Körner, zuweilen mit zugespitzten Enden, bald als kurze, dicke Stäbchen mit stumpfen oder abgerundeten Enden und schliesslich als dünne, lange Stäbchen, deren Länge das Doppelte oder Dreifache, und die Dicke die Hälfte der entsprechenden Dimensionen der kurzen Stäbchen beträgt. In der Mehrzahl der Fälle sind in einer Zelle Granula von ungefähr gleicher Grösse und Form vorhanden, nichtsdestoweniger beobachtet man ziemlich häufig auch solche Elemente, in welchen ausser den kurzen Stäbchen noch lange und schmale in verhältnissmässig geringer Zahl vorkommen. Einige Elemente enthalten neben den stäbchenförmigen eine bestimmte Anzahl von runden Körnern. Leukocyten mit stäbchenförmigen Granula waren im betreffenden Blute vorwiegend, während eine erhebliche Minderzahl von farblosen Blutelementen ausschliesslich runde Granula hatte.

In den stäbchenförmigen Körnern des Katzenblutes gelang es mir nicht, centrale helle oder dunkle Punkte nachzuweisen.

Die Existenz von Körnern einer so eigenthümlichen, häufig höchst regelmässigen Form, die in manchen Fällen, wie wir gesehen haben, einige Differenzirungsmerkmale in ihrer Substanz und dementsprechend einen complicirteren Bau darbieten, und die dabei ausschliesslich nur in den farblosen Blutelementen vorkommen, lässt mit grosser Wahrscheinlichkeit behaupten, dass diese Bildungen den Leukocyten eigenthümlich sein müssen, und dass sie nicht ausserhalb dieser letzteren, sondern innerhalb derselben entstehen, als ein Produkt ihrer Lebensthätigkeit, als der Ausdruck ihrer Lebensfunktion, deren Sinn und Bedeutung bisher ein ungelöstes Räthsel bleibt.

Diese Vermuthung gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man den Umstand in Erwägung zieht, dass eine solche charakteristische Körnung nicht nur in den Leukocyten des Vogelblutes, sondern auch bei einigen Säugethieren (Katze) vorkommt, dass den Granula der farblosen Elemente überhaupt ein eigenthümliches Verhalten zu den Farbstoffen eigen ist, wie dies die Untersuchungen Ehrlich's und seiner Schüler gezeigt haben, und dass endlich die granulirten Leukocyten nicht als ein

zufälliger Blutbestandtheil, welcher ausschliesslich dieser oder jener Thierart angehört, anzusehen sind, sondern sich beständig im Blute befinden, wobei sie bei Repräsentanten sowohl der höheren, als auch der niederen Thierspecies beobachtet werden.

So fand Knoll[1]) farblose Blutkörperchen mit oxyphiler Körnung bei einigen Echinodermata (Pedata), Würmern (Polychaetae) und Weichthieren (Cephalopoda), oxyphile und neutrophile Granula beobachtete er in den Leukocyten einiger Species von Weichthieren (Lamellibranchiata) und bei einigen Tunicata (Salpa).

Gleich Löwit spricht auch Knoll sich über das Verhalten zwischen Kern und Granulabildung im Protoplasma der Leukocyten aus. Er macht unter anderem aufmerksam auf das umgekehrte Verhältniss zwischen der Zahl und Grösse der Granula einerseits und der Grösse des Kernes andererseits. Namentlich bei den Tunicata sah er mit sehr grossen Körnern gefüllte Zellen, während ihre Kerne durch ihre geringe Grösse auffielen und irgend welche Structureigenheiten nicht aufwiesen, „so dass", sagt der Autor, „sich der Gedanke an eine Wechselbeziehung zwischen Körnerbildung und Ernährung des Kernes wohl kaum von der Hand weisen lässt, um so weniger, da sich auch Zellen finden, die mit durch Kernfärbungsmittel tingiblen Körnern erfüllt sind, einen von diesen unterscheidbaren Kern aber nicht erkennen lassen".

Auch Tettenhamer[2]) vermuthet auf Grund der Untersuchung von degenerirenden Spermatocytenkernen bei Salamandra maculosa, bei Karyolysis bilde sich auf Kosten des Kernchromatins acidophile Substanz (Färbung mit Eosin), welche durch Phagocytose vom Leukocytenkörper aufgenommen wird und hier als α Körnung (Ehrlich) auftritt. Bei der Kerndegeneration scheidet das Chromatingerüst eine Substanz aus, welche sich zum Unterschied vom Chromatin durch die gewöhnlichen Kernfärbungsmittel nicht mehr tingiren lässt, dagegen Eosin und die übrigen sauren Farben (Orange, Indulin, Nigrosin, saures Fuchsin)

---

1) Knoll, Ueber die Blutkörperchen bei wirbellosen Thieren. Wien 1893.

2) Tettenhamer, Ueber die Entstehung der acidophilen Leukocytengranula aus degenerirender Kernsubstanz. Anatomisch. Anzeiger VIII, 1893.

gut aufnimmt. Diese acidophile Substanz tritt gleich einer Flüssigkeit in den Zellleib über, bald als grössere, bald als kleinere kugelförmige Tropfen. Dabei kann die Zelle einen Theil ihrer Tropfen verlieren, und in derselben bildet sich wieder acidophile Substanz auf Kosten des Kernchromatins. Dieser Erneuerungsprocess währt so lange, bis das Chromatin ganz und gar verbraucht wird bei der fortschreitenden Abnahme des Zellleibes, von welchem zuletzt nur eine geringe, fast ungefärbte, formlose Masse übrig bleibt.

Schon a priori muss bei normalem Zustande des Organismus im Blute und in der Lymphe ein Zerfall der Zellelemente in grosser Menge existiren, umsomehr in pathologischen Fällen. Durch diesen letzteren Umstand erklärt Tettenhamer das Auftreten der eosinophilen Zellen unter pathologischen Bedingungen in bedeutenderem Maasse, als in der Norm.

Die Substanz der acidophilen Granula kann sich, nach Tettenhamer's Ansicht, auch auf Kosten des Keratohyalins bilden, welches nach Mertsching direkt aus dem Chromatin der zu Grunde gegangenen Kerne von verhornten Zellen entsteht.

Zu Gunsten dessen, dass eine Verwandlung der Kernsubstanz (Chromatin) möglich sei, sprechen folgende Beobachtungen:

In den blutbildenden Organen der von mir untersuchten Thiere fand ich besondere Riesenzellen, deren charakteristische Eigenschaft die in ihrem Protoplasma in grösserer oder kleinerer Menge vorhandenen grossen tropfenförmige Bildungen vorstellten. Diese Riesenzellen haben dem Aeusseren nach nichts Gemeinsames mit den im Knochenmarke, theilweise in der Milz gewöhnlich vorkommenden Riesenzellen.

Ich beobachtete dieselben in der Milz erwachsener Hunde, junger Hunde, der Katze, des Meerschweinchens, Kaninchens und der Taube. In der Milz sind sie am meisten vertreten und liegen stets zwischen den Elementen der Malpighi'schen Körperchen, hauptsächlich an der Peripherie der letzteren; es werden zwar einzelne Exemplare auch in den mehr centralen Theilen der Malpighi'schen Körperchen beobachtet. Zuweilen liegen Gruppen dieser Riesenzellen längs einem Gefässe. In der Milzpulpa selbst kommen sie weit seltener vor.

Im Knochenmarke sind sie überhaupt bedeutend weniger

vorhanden; verhältnissmässig viel habe ich sie bei einem jungen Hunde und bei einer Taube gesehen.

In den Lymphdrüsen werden diese Bildungen im Allgemeinen in grösserer Anzahl als im Knochenmark angetroffen: besonders zahlreich waren dieselben in den Lymphdrüsen eines erwachsenen Hundes, eines Meerschweinchens und eines jungen Hundes. Hier sind sie sowohl in den Follikeln der Rindeschicht als auch in den Follikularsträngen vorhanden.

Die in Rede stehenden Riesenzellen zeichnen sich nun durch eine grosse Menge von Protoplasma und einen relativ sehr kleinen Kern aus; letzterer lässt sich nur schwach tingiren, da das Chromatin in ihm höchst spärlich enthalten ist. Der Kern besitzt eine unregelmässige Form, die Struktur desselben ist undeutlich; manchmal, was sehr selten ist, enthält eine Zelle scheinbar zwei Kerne. Die Grenzen des Zellleibes sind nicht scharf ausgeprägt; das Protoplasma färbt sich schwach, viel häufiger erscheint es fast farblos und tritt scharf zwischen den übrigen tingirten Elementen durch sein blasses Aussehen hervor.

Im trüben Protoplasma der Riesenzellen ist es zuweilen unmöglich, irgend welche fremdartige Bildungen wahrzunehmen; weit häufiger jedoch findet man in demselben eine bestimmte Anzahl von tropfenförmigen Gebilden, die durch Hämatoxylin eine intensive und gleichmässige Färbung erhalten. Diese Tropfen haben häufiger eine regelmässig runde Form, sind aber stets ungleich gross; unter ihnen begegnet man Gebilden sehr geringfügiger Grösse, von kleinsten Pünktchen bis zu sehr grossen Tropfen, die nach ihren Dimensionen den Erythrocyten sehr nahe stehen. Bei dreifacher Färbung der Präparate (Rubin+Hämatoxylin+Helianthin) erscheinen die Tropfen durch Rubin gesättigt roth gefärbt.

Seltener besitzen die Tropfen eine ovale Form. Bisweilen beobachtet man Tropfen von mehr unregelmässiger und complicirter Form, wie auf Taf. IX, Fig. 8, 9, 13 c abgebildet ist. Letztere Form (13 c) erinnert an die in den Leukocyten des Vogelblutes beschriebenen stäbchenförmigen Körner mit einem centralen hellen Punkte; ich habe diese Form an sämmtlichen von mir untersuchten Präparaten nur ein einziges Mal beobachten können. Zuweilen gelingt es, im Centrum der runden Tropfen einen hellen Punkt zu erblicken (s. Taf. IX, Fig. 7); in manchen

Fällen sind im Tropfen zwei durch Hämatoxylin kaum gefärbte und deshalb hellere, runde Punkte vorhanden; dieselben liegen an der Peripherie der Tropfen einander gegenüber, sodass der zwischen ihnen gelegene und durch Hämatoxylin intensiv gefärbte Theil des Tropfens an den Buchstaben x erinnert (s. Taf. IX, Fig. 13 b).

Bei Doppelfärbung (Hämatoxylin+Orange) kommen in den genannten Riesenzellen neben den durch Hämatoxylin tingirten tropfenförmigen Gebilden auch solche zum Vorschein, die mehr oder minder intensiv und dabei gleichmässig gelb (Orange) gefärbt sind. Ausser diesen allenthalben gelben giebt es noch solche, welche theils gelb (Orange), theils schwarz (Hämatoxylin) gefärbt erscheinen. Unter letzteren doppeltgefärbten Tropfen werden Formen beobachtet, die der Mondscheibe ähnlich sind; eine Hälfte derselben ist gelb, die andere schwarz; in manchen Fällen erscheint der durch Hämatoxylin gefärbte Theil der Scheibe als Mondsichel, die Scheibe selbst ist dabei gelb. Die beschriebenen Formen erinnern sehr an die verschiedenen Phasen einer Mondfinsterniss. Zuweilen ist der centrale Theil der Scheibe gelb tingirt, während an ihrer Peripherie nur ein mehr oder minder schmaler, schwarzer Ring (Hämatoxylin) nachbleibt.

Zwischen beiden verschieden gefärbten Theilen eines und desselben Tropfens existirt keine scharfe Grenze; im Gegentheil, eine Farbe geht allmählich und unbemerkbar in die andere über.

Kurz, es macht den Eindruck, als ob die Substanz der Tropfen allmählich ihre chemische Konstitution ändere, in Folge dessen ein anderes Verhalten derselben zu den Farbstoffen zu Stande kommt: sie verliert allmählich die Fähigkeit, sich mit Hämatoxylin zu färben und beginnt Orange aufzunehmen, bis endlich die durch Hämatoxylin tingible Substanz verschwindet und der ganze Tropfen durch Orange gelb gefärbt erscheint.

Woher stammen nun diese eigenthümlichen, Hämatoxylin gierig aufnehmenden tropfenförmigen Gebilde?

Ihr Ursprung ist mit grosser Wahrscheinlichkeit auf das Kernchromatin zurückzuführen. Wenigstens sprechen dafür folgende von mir beobachtete Bilder:

Innerhalb der beschriebenen Riesenzellen kann man ausser ihren eigenen Kernen und tropfenförmigen Schollen häufig noch besondere Einschlüsse sehen, welche ganze im Körper der Riesen

zellen selbst gelegene Zellelemente vorstellen, wobei sich das Protoplasma der ersteren in der Nähe der eingeschlossenen Elemente so zu sagen verdünnt und um sie Vacuolen bildet, wie das auf Taf. IX, Fig. 7, 11, 12 abgebildet und besonders deutlich auf Taf. IX, Fig. 10 zu sehen ist.

Die Kerne dieser innerhalb der Riesenzellen gelegenen Zellen erleiden eine Reihe von successiven Veränderungen. Anfangs thun sich diese Veränderungen in dem Verwischtsein der Kernstruktur kund (Taf. IX, Fig. 7, 8, 11, 12, 14). Darauf werden die Kerne etwas blass, theils vielleicht in Folge von Verlust der Chromatinsubstanz, theils deshalb, weil das Chromatin zu einer kleinen Menge dicker Strahlen (Fig. 8, 10, 11) oder Schollen zusammenfliesst. Dank dem letzteren Umstande bilden sich im Kerne grössere oder kleinere Bezirke, die durch Hämatoxylin schwach oder gar nicht gefärbt sind.

Die weitere Veränderung besteht in der Bildung von Tropfen aus der zusammenfliessenden Chromatinsubstanz. Die Tropfen liegen bisweilen in dem vollkommen unveränderten protoplasmatischen Körper des von der Riesenzelle aufgenommenen Elementes, welches scharf contourirt und noch die Fähigkeit sich zu färben beibehalten hat (Fig. 10); häufiger jedoch zeigt auch das Protoplasma der eingeschlossenen Elemente schon etliche Veränderungen: der Zellleib nimmt Farben schwach auf, verliert seine scharfen Umrisse und verschwimmt gleichsam mit dem Protoplasma der Riesenzelle, so dass in demselben an Stelle der vorher in ihm gelegenen fremden Zelle nur ein hellerer Fleck mit undeutlichen Umrissen und deutlich zu unterscheidenden Nachbleibseln des zerfallenen Kernes als Tropfen (Fig. 7) verbleibt. Oft ist es sogar unmöglich, den erwähnten hellen Fleck zu sehen, und die Tropfen liegen im Protoplasma der Riesenzelle selbst. Zuweilen verlieren die zerfallenden Kerne den grössten Theil ihres Chromatins, so dass von ihm nur eine ringförmige Figur übrig bleibt, die aus länglichen, gebogenen Chromatinschollen (Fig. 9) besteht. Die Abbildungen 14 und 15 stellen verschiedene Figuren von zerfallenen Kernen vor. Elemente mit solchen Kernen werden dann und wann auch ausserhalb des Riesenzellenleibes, unter den Milzzellen (z. B. bei dem Meerschweinchen) beobachtet.

Folglich sind die beschriebenen Zellen Gigantophagocyten,

innerhalb deren die von ihnen aufgenommenen Zellelemente einem destructiven Processe anheimfallen, in Folge dessen das Protoplasma der letzteren verschwindet und ihr Kern in Häufchen grösserer oder kleinerer Chromatintröpfchen verwandelt wird. Die Substanz dieser letzteren ändert ihrerseits ihre chemische Beschaffenheit, weswegen im Protoplasma der Gigantophagocyten durch Orange gelb tingible tropfenförmige Bildungen erscheinen. Also bildet sich aus dem Kernchromatin eine neue Substanz, die die Verwandtschaft zum Hämatoxylin allmählich verliert (letzteres färbt die Zellkörnung gewöhnlich nicht). Anstatt dessen (Hämatoxylin) nimmt dieser neue Körper saures Orange und andere saure Farben (Rubin, Aurantia, Eosin), welche auch die bekannten Leukocytenkörnchen tingiren, sehr gut auf.

Diese Thatsache bestätigt theilweise die Schlüsse Tettenhamer's über die Entstehung der acidophilen Substanz aus dem Kernchromatin und spricht ebenfalls für die Möglichkeit einer Betheiligung des Kernes an der Bildung von Zellkörnung, wie das Löwit und Knoll vermutheten.

Den geschilderten Gigantophagocyten ähnliche Zellen hat R. Heidenhain[1]) in den Darmzotten gesehen. Er lässt sie aus gewöhnlichen Lymphzellen entstehen.

An den Präparaten R. Heidenhain's sind die Kerne der aufgenommenen Leukocyten bald als oblonge, ziemlich schmale, gebogene, homogene Gebilde, bald als 2—3 homogene Tropfen verschiedener Grösse, endlich als schmale, kommaähnliche Stäbchen gezeichnet. Auf der Abbildung 3 (Taf. IX, Fig. 23) ist (undeutlich) sogar das scheibenförmige homogene, gelbliche Gebilde mit dem kommaähnlichen, homogenen Ueberbleibsel des Kernes (roth) dargethan. Dieses Gebilde liegt im Phagocytenleibe (der ebenfalls mehr intensiv gelb gefärbt ist), von welchem es durch einen ziemlich breiten, farblosen Ring getrennt ist. Diese Abbildung erinnert an die von mir geschilderten Körperchen (Taf. IX, Fig. 10).

Ausser dem oben Geschilderten finden wir in den Beobach-

1) Heidenhain, R., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Archiv für die gesammte Physiologie, Bd. 43, 1888.

tungen Kossel's[1]) einige Hinweisungen auf die Aehnlichkeit der Reactionen in Betreff der Farbstoffe zwischen der Substanz der Leukocytengranula einerseits und zwischen den den Kern bildenden Substanzen andererseits. Verschiedene Substanzen, die die Zelle aufbauen, mit der neutralen Lösung Ehrlich's (saur. Fuchsin+Methylgrün) färbend, ward Kossel das ungleiche Verhalten derselben zu den genannten Farben gewahr: während das Eiweiss roth und die freie Nucleinsäure grün gefärbt wird, nehmen die Substanzen, welche durch Verbindung beider Körper zu Stande kommen (Nucleinkörper), bei derselben Behandlung eine gemischte Färbung an.

Posner[2]) erhielt analoge Daten.

Diese Ergebnisse liefern uns zugleich einen Anhaltspunkt für die Entscheidung der Frage nach der chemischen Natur der Leukocytenkörner.

Was die Gigantophagocyten betrifft, so ist noch folgendes zu bemerken. In denselben wurden häufig Gebilde beobachtet, welche den von Wissozky beschriebenen Bildern seiner Hämatoblasten sehr ähnlich waren. Auf Taf. IX, Fig. 10 sieht man innerhalb einer Riesenzelle ein scheibenförmiges Gebilde von sehr regelmässiger, runder Form und mit scharf ausgeprägten Contouren. In demselben sind zwei runde tropfenförmige, homogene, durch Hämatoxylin gefärbte Schollen eingeschlossen. Die Substanz dieses scheibenförmigen Körperchens ist viel intensiver tingirt (Orange, Aurantia), als das Protoplasma der Riesenzelle; sie ist dabei homogen und ist von dem schwach gefärbten, trüben Protoplasma durch einen schmalen ringförmigen, vollkommen farblosen Streifen getrennt. So scheint es, als ob diese Körperchen mit dem Locheisen im Protoplasma der Riesenzelle ausgehauen wären, was auch der Beschreibung Wissozky's[3]) vollkommen entspricht.

---

1) Kossel, Ueber Lymphzellen. Gesellschaft der Charité-Aerzte. Verein für innere Medicin 5. Febr. 1894. Berliner klin. Wochenschr. Nr. 38, 1894.

2) Posner, Farbenanalytische Untersuchungen. Verhandl. des XII. Congresses f. innere Medicin. Wiesbaden 1893.

3) Wissozky, Ueber das Eosin als Reagens auf Hämoglobin und die Bildung von Blutgefässen und Blutkörperchen bei Säugethier- und Hühnerembryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1877.

Ausser den beschriebenen Gebilden kommen oft in den Riesenzellen ganz ähnliche scheibenförmige scharf contourirte und vollkommen isolirte Körperchen vor, welche sich von den vorhergehenden nur durch die Abwesenheit von schwarzen Tropfen oder Kernresten unterscheiden.

Weiterhin kann man häufig innerhalb der Riesenzellen ganze Zellen mit noch conservirten Kernen wahrnehmen. Auf Taf. IX, Fig. 7 ist im Protoplasma des Phagocyten ein Körperchen dargestellt, dessen Kern gut gefärbt ist und eine radiäre Anordnung der Chromatinschollen zeigt; das Protoplasma des Körperchens ist homogen, gelb gefärbt (Aurantia), dabei intensiver als das Protoplasma des Phagocyten. Der in das Innere des Phagocyten gewendete Theil des Zellenleibes ist scharf contourirt und deutlich mit einem farblosen Streifen umringt. Auf Taf. IX, Fig. 12 ist ein solches Körperchen abgebildet; dasselbe ist durch Rubin roth gefärbt; die Grenzen des Protoplasmas sind deutlich ausgeprägt; die Kernstructur ist etwas verwischt. Das Körperchen selbst liegt scheinbar in einer grossen Vacuole.

In dem Protoplasma der Gigantophagocyten kommen auch häufig isolirte Körner vor, zuweilen in ziemlich grosser Zahl. Die Körner sind entweder so klein, wie ein Pünktchen, oder grösser, und lassen sich durch Aurantia, Orange und Eosin gut tingiren. Diese Bilder entsprechen theilweise der Beschreibung von Nicolaides[1]).

Die soeben betrachteten Bilder können nicht, wie schon oben erwähnt wurde, im Sinne einer Neubildung ausgelegt werden; sie sind eher als ein Product regressiver Veränderungen aufzufassen, da die von den Phagocyten aufgenommenen Elemente an sich die Spuren eines allmählichen destructiven Processes tragen, welcher mit einer vollständigen Zerstörung der aufgenommenen Zelle endigt. Diese Vermuthung gewinnt um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als die Gigantophagocyten vielfach namentlich an solchen Stellen vertreten sind, wo Spuren einer Neubildung von rothen Blutkörperchen nicht gefunden werden, z. B. in den Malpighi'schen Körperchen der Milz.

---

1) Nicolaides, Ueber intracellulare Genese von rothen Blutkörperchen im Mesenterium des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1891, Heft 5 u. 6.

Wir kennen aber sehr wohl zahlreiche Beobachtungen von dem Untergange rother Blutkörperchen, die von Phagocyten aufgenommen worden waren; ich will hier nur auf die Arbeiten von Riess[1]), Litten[2]), Grohé[3]), Osler[4]), Gibson[5]), Geelmuyden[6]), Hoyer[7]) und Kusnetzoff[8]) verweisen.

Alles dieses muss unbedingt in Erwägung gezogen werden bei der Beurtheilung der Frage über die etwaige intracelluläre Entwickelung rother Blutkörperchen, da wir einerseits keine unwiderlegbaren Thatsachen besitzen zur Entscheidung der Frage, ob im gegebenen Falle eine junge neugebildete Zelle vorliege; andererseits viele Beobachtungen uns die Aufnahme von Zellen in andere (in Phagocyten) beweisen.

III. Die Entwickelung der Blutelemente.

Die blutbildenden Organe lassen, so weit wir es jetzt wissen, zweierlei Arten von Elementen unterscheiden, welche ihren morphologischen Eigenschaften nach von einander scharf getrennt sind. Das sind die Leukoblasten und die von denselben abstammenden farblosen Blutkörperchen (Leukocyten) einerseits und die Erythroblasten und die von ihnen entstehenden kernhaltigen Erythrocyten, welche sich später in die endgültige Form, d. h. in gewöhnliche kernlose Erythrocyten verwandeln, andererseits.

---

1) Riess, Beitrag zur pathologischen Anatomie des Knochenmarkes bei perniciöser Anämie. Centralbl. f. d. med. Wissensch., 1881 Nr. 48.

2) Litten, Ueber das Vorkommen blutkörperhaltiger Zellen im Knochenmark. Ibid. Nr. 50.

3) Grohé, Ueber das Verhalten des Knochenmarks in verschiedenen Krankheitszuständen. Berl. klin. Wochenschr., 1881, Nr. 44.

4) Osler, Note on cells containing red blood-corpuscles. Jahresber. üb. d. F. d. Anat. u. Phys. Hofmann-Schwalbe, Bd. XI, 1883.

5) Gibson, The blood-forming organs and blood-formation. Journ. of Anat. and Physiol. norm. and pathological, 1885, Vol. XX, P. II—III.

6) Geelmuyden, Das Verhalten des Knochenmarkes in Krankheiten und die physiologische Function desselben. Virchow's Arch., Bd. 105, 1886.

7) Hoyer, Beitrag zur Kenntniss der Lymphdrüsen. Jahresber. üb. d. F. d. Anat. u. Phys., Bd. XVIII, 1890.

8) Kusnetzoff, Ueber die Blutkörperchen enthaltenden Zellen der Milz. Ibid. Bd. II, 1875.

Erythroblasten. Diese Gebilde wurden im Knochenmark und in der Milz sowohl bei jungen, als auch bei erwachsenen Thieren beobachtet. Bei letzteren ist in der Milz die Zahl dieser Elemente stets viel geringer, als im Knochenmarke. Die jüngsten Formen dieser Zellen zeichnen sich durch ihre bedeutende Grösse aus, die die Dimensionen eines gewöhnlichen rothen Blutkörperchens mehrfach übertrifft. Sie sind meistentheils vollkommen rund; nur selten trifft man Elemente von mehr oder weniger länglicher oder ovaler Form. Dabei erscheinen ihre Contouren als feine Linien, welche sich von dem übrigen helleren Theile des Zellprotoplasmas scharf abheben. Der Zellleib umgiebt den Kern in der Gestalt eines hellen, aus vollkommen homogener Substanz bestehenden Ringes.

Der Kern macht den umfangreichsten Theil der Zelle aus. Die Kernform ist gleich dem Zellleibe bald vollkommen rund, bald mehr oder weniger oval. Der Kern behält jedoch stets die Form einer regelmässigen Figur und zeigt im Ruhezustande an seiner Peripherie keine Vertiefungen, Vorsprünge, Krümmungen, Einschnürungen etc. Die Erythroblastenkerne werden stets, dank dem hier reichhaltig vertretenen Chromatin, durch Hämatoxylin sehr intensiv gefärbt, so dass sie schon der Färbungsintensität nach von den Kernen der übrigen Zellelemente unterschieden werden. Die Kerne besitzen stets scharfe Umrisse. Die Peripherie des Kernes ist von einer mehr oder weniger deutlich ausgeprägten, dunklen (durch Hämatoxylin) Linie begrenzt, von welcher unmittelbar zum Centrum des Kernes hin ziemlich massive Chromatinschollen, die ebenfalls durch Hämatoxylin intensiv tingirt werden, hinziehen. Diese Schollen haben meistentheils eine längliche Form und ordnen sich in der Richtung der Kernradien, an Radspeichen erinnernd. Die Chromatinschollen sind jedoch nicht immer gleich lang: einige sind ziemlich kurz, so dass sie in der Mitte zwischen der Peripherie und dem Kerncentrum unterbrochen werden; andere wieder, und dabei die Minderzahl, ziehen bis an den centralen Theil des Kernes, wobei sie meistentheils hier mit einer im Centrum gelegenen Chromatinscholle zusammenfliessen. Seltener werden statt einer centralen Scholle zwei, noch seltener drei beobachtet. Der Dicke nach unterscheiden sich die einzelnen Chromatinstrahlen nur wenig, während die Dicke eines und desselben Strahles auf der ganzen

Strecke eine ungleiche ist. Der periphere Theil der Chromatinstrahlen oder der radiär angeordneten Chromatinschollen erscheint gewöhnlich etwas verdickt im Vergleiche zu dem schmalen, zum Centrum des Kernes zugewandten Ende derselben. Eine mehr regelmässige radiäre Anordnung der Chromatinstrahlen wird an den kleineren Kernen, welche zu den späteren Entwickelungsformen der Erythroblasten gehören, beobachtet, während an den grösseren Kernen (den jüngsten Formen) die Strahlenanordnung nicht immer eine so regelmässige ist; einige Strahlen ziehen mehr oder weniger schräg zu einem ausserhalb des Kerncentrums gelegenen Punkte. Je grösser im Allgemeinen der Kern ist, desto kürzer und massiver sind die einzelnen Chromatinstrahlen, welche sich oft als kurze, an der Kernperipherie angeordnete Zacken präsentiren. Von der Kerngrösse ist auch die Zahl der Strahlen direct abhängig. Bei dreifacher Färbung werden einige Schollen durch Rubin roth gefärbt, während andere durch Hämatoxylin schwarze Tinction erhalten.

Die weitere Entwickelung dieser primitiven Bildungszellen besteht in der allmählichen und gleichmässigen Verkleinerung der Dimensionen des Kernes, so dass seine regelmässige Form unverändert bleibt. Der progressiven Verkleinerung des Kernes gemäss bildet sein Zellleib eine immer breiter werdende Zone. Die protoplasmatische Zone ist übrigens an der ganzen Peripherie nicht immer gleich breit, da der Kern zuweilen nicht in's Zellencentrum selbst zu liegen kommt. Im Laufe der Zeit wird auch die Zelle selbst kleiner, aber nicht in dem Maasse, wie der Kern, so dass letzterer stets von einem verhältnissmässig breiteren protoplasmatischen Saume als in den frühesten Entwickelungsstadien umgeben ist.

Parallel mit der Verkleinerung des Kernes vergrössert sich die Färbekraft desselben. Diese Erscheinung wird durch den Umstand erklärt, dass die Verkleinerung der Kerndimensionen etwa eine Eindickung, Condensation, des Chromatins bewirkt. Dieses letztere bildet jetzt eine geringere Menge von Strahlen, welche sich dichter anordnen, so dass die Quantität der übrigen durch Hämatoxylin kaum gefärbten Kernsubstanz („Kernsaft") allmählich immer kleiner wird. Mitunter werden die Strahlen nach und nach länger; in reiferen Elementen reicht die Mehrzahl der Strahlen bis an den centralen Theil des Kernes; letzterer Um-

stand bedingt eine noch bedeutendere Verkleinerung des von der schwach gefärbten Kernsubstanz eingenommenen Raumes. Einzelne Strahlen werden hierbei zuweilen massiver, dicker.

Mit der Verkleinerung des Kernes wird auch die Anordnung der radiären Strahlen eine regelmässige, sodass man manchmal an kleinen Kernen eine zierliche Kreuzfigur erblicken kann, welche aus vier radiär angeordneten Chromatinstrahlen zusammengestellt ist; die Kernumrisse erhalten dabei eine runde Form.

Mit dem weiteren Verlaufe der Entwickelung wird der Kern noch kleiner, die einzelnen Strahlen verschmelzen, so dass an den kleinsten Kernen, die zu den endgültigen Phasen der Entwickelung von Erythroblasten gehören, die radiäre Anordnung des Chromatins oft nur sehr undeutlich ausgesprochen ist; zuletzt erhält der Kern ein vollkommen homogenes Aussehen. In diesem Falle erscheint er als kleiner, homogener, durch Hämatoxylin gefärbter Kreis; seine Form ist regelmässig rund, die Contouren sind sehr scharf ausgeprägt.

Die bis zu minimalen Dimensionen verkleinerten und auf die erwähnte Weise veränderten Kerne werden scheinbar zu weiterer Proliferation unfähig. Hierbei erweist sich der atrophirte, seiner morphologischen Eigenschaften und der functionellen Fähigkeit verlustig gewordene Kern als überflüssiger Bestandtheil und unterliegt deshalb einem endgültigen Zerfalle, auf welchen ein gänzliches Verschwinden desselben folgt.

Der Kern zerfällt zunächst in 2—3 oder mehrere Fragmente von verschiedener Grösse; dieselben erscheinen als kleine, structurlose tropfenförmige Gebilde, welche sich stets vom hellen Grunde des homogenen Zellleibes scharf abheben, dank ihrer Fähigkeit, sich durch Hämatoxylin gleichmässig, fast schwarz, zu färben.

Das weitere Schicksal dieser tropfenförmigen Chromatinfragmente ist scheinbar das, dass sie im Protoplasma des Blutkörperchens allmählich aufgelöst werden. Für eine solche Vermuthung spricht der Umstand, dass zuweilen Elemente vorkommen, welche alle charakteristischen Eigenschaften vollkommen ausgebildeter Erythrocyten besitzen, sich aber von diesen letzteren durch die Anwesenheit besonderer Einschlüsse in ihrem Protoplasma unterscheiden. Die genannten Einschlüsse haben meist eine unregelmässige Form; ihre Umrisse sind undeutlich, ver-

schwommen; ihre Grösse und Menge sind verschieden; sie sind gewöhnlich unregelmässig angeordnet: einige von ihnen liegen in den centralen Theilen des Körperchens, während andere sich in den peripheren befinden; durch Hämatoxylin werden sie sehr schwach aschgrau gefärbt, so dass sie kaum bemerkbar und oft nur mit Mühe aufzufinden sind; zuweilen aber nehmen diese Gebilde dieselbe Farbe auf, wie auch das Protoplasma der Erythrocyten, nur mit dem Unterschiede, dass die Einschlüsse stets etwas intensiver gefärbt sind. Neben den blassen, graulichen Einschlüssen in den einzelnen Zellen beobachtet man punktförmige, durch Hämatoxylin dunkler tingirte Gebilde.

Diese noch nicht vollkommen ausgebildeten Erythrocyten mit Einschlüssen unterscheiden sich von den gewöhnlichen rothen Blutkörperchen ausser dem Gesagten noch durch verhältnissmässig bedeutendere Grösse und dadurch, dass sie an ihrer Peripherie keine doppelten Contouren besitzen (s. Taf. IX, Fig. 1 f).

Uebrigens zeigt der Kern nur selten keine Erscheinungen von Chromatolyse; derselbe atrophirt dann scheinbar allmählich und wird in Folge von Verlust der Chromatinsubstanz immer blasser, dabei die runde Form beibehaltend. So werden zuweilen einzelne Elemente beobachtet, deren runder Kern stark verkleinert und durch Hämatoxylin sehr schwach, aber gleichmässig auf der ganzen Strecke gefärbt ist.

So erscheinen die rothen Blutkörperchen der Säugethiere als das Resultat einer sehr complicirten Umwandlung der Bildungszellen, der Erythroblasten. Die erwähnte Verkleinerung des Zellvolumens ist das Resultat der Kernverkleinerung, mit anderen Worten, es verfolgt die Zusammenziehung des Zellleibes den Zweck, denjenigen Defect auszufüllen, welcher in Folge von der Verkleinerung und dem Schwunde des Kernes zu Stande kommen müsste. Nur dann, wenn die letzten Spuren von Kernfragmenten vollkommen verschwunden sind, hat die Zelle die Dimensionen und Eigenschaften eines gewöhnlichen rothen Blutkörperchens gewonnen. Taf. IX, Fig. 1 giebt die verschiedenen Entwickelungsphasen der Erythroblasten wieder.

Obrastzow[1]) hat ebenfalls körnige rothe Blutkörperchen

1) Obrastzow, Zur Morphologie der Blutbildung im Knochenmarke der Säugethiere. Diss. St. Petersb. 1880 (russisch).

beobachtet und hält dieselben für unreife Formen. Diese Erscheinung erklärt er jedoch auf andere Weise.

Nach seiner Vorstellung ist in den „blassen Zellen" des Knochenmarkes und in den von ihnen abstammenden „Hämatoblasten" (kernhaltigen rothen Blutkörperchen) während des Lebens diese Kernsubstanz in der ganzen Zelle verbreitet. Bei der postmortalen Starre des Protoplasmas der genannten Zellen verdichtet sich die Kernsubstanz und bildet anfänglich eine Reihe einzelner, feiner Verschmelzungscentren in der Gestalt von Körnern. Diese letzteren ziehen sich späterhin zum Centrum zusammen und erscheinen hier als Kerne. In einigen Fällen füllen diese Körnchen dem Anschein nach das ganze Körperchen aus, während wir in anderen nur 2—3 Körnchen antreffen. In dieser Mannigfaltigkeit der Körnchenzahl oder der Centren der postmortalen Verschmelzung der sich verdichtenden Kernsubstanz erblickt der Autor eine allmähliche Verminderung von Kernsubstanz in den unreifen Blutkörperchen bis zu einem vollständigen Schwunde derselben.

Arndt (citirt bei Obrastzow) nimmt an, dass die elliptischen rothen Blutkörperchen vom Frosch, Triton, sowie von Fischen und Vögeln während des Lebens keine Kerne besitzen. Das Auftreten von Kernen in denselben weise auf eine schwere Störung der Ernährung, auf das Absterben der Zelle hin. Die Blutelemente würden bei der Kernbildung zuerst körnig; später bilde sich dadurch, dass sich die Körner einander nähern, der Kern, welcher jedoch keine netzartige Structur habe, da er nur aus einzelnen Körnern zusammengeballt sei; das Kernnetz sei eine optische Täuschung.

Eine diffuse Anordnung der Kernsubstanz im Zellleibe lässt auch Malassez[1]) zu: seine „Protohämatoblasten" besitzen einen solchen undifferenzirten Kern.

An den von mir untersuchten Objecten habe ich niemals Erythrocyten mit einer grossen Menge von feinen Körnchen in ihrem Protoplasm angetroffen. Das meiste, was die Erythrocyten enthielten, waren 4—5 verhältnissmässig grobe Körnchen, unter welchen zuweilen auch ziemlich grosse vorhanden waren. Dabei kamen diese Formen ausschliesslich in den blutbildenden Organen vor, niemals wurden sie im Blute gefunden.

Ueber einen Zerfall der Blutkörperchen-Kerne und das Verschwinden der Fragmente durch eine Art Auflösungsprocess berichten indessen eine ganze Reihe von Autoren. Ich nenne

1) Malassez, Sur l'origine et la formation des globules rouges dans la moelle des os. Arch. de physiologie norm. et pathol. 2 Série. T. IX. 1882 N. 1.

Erb[1]), Kölliker[2]), Neumann[3]), Cuénot[4]), Löwit[5]) und Askanazy[6]).

Nach einer anderen Ansicht (Rindfleisch, Howell, Disse, v. d. Stricht, Ehrlich u. A.) verlieren die kernhaltigen rothen Blutkörperchen ihren Kern durch Ausstossung. Ehrlich[7]) nimmt an, dass die Normoblasten (kernhaltige rothe Blutkörperchen, welche der Grösse nach den gewöhnlichen rothen Blutkörperchen entsprechen) ihren Kern ausstossen, während der Kern der Megaloblasten (kernhaltige Elemente, aus welchen sich bei Anämie Riesenblutkörperchen bilden) degenerire.

Mondino, Osler, Spuler, Eliasberg u. A. stellen dagegen die Entstehung von kernlosen Erythrocyten durch Kernausstossung in Abrede. An meinen Präparaten habe ich ebenfalls nichts dergleichen wahrgenommen.

Eliasberg[8]) schliesst aus seinen Präparaten, dass der Kernschwund (durch Auflösung in der Richtung von der Peripherie zum Centrum hin) erfolge, indem man die peripheren Theile des Kernes blasser finde, während das Centrum noch dunkler sei.

Es ist jedoch zu bemerken, dass ich niemals Kerne von solchem Charakter gefunden habe, wie sie Eliasberg beschreibt, d. h. Kerne mit einer blasseren, in Resorption begriffenen

---

1) Erb, Zur Entwickelungsgeschichte der rothen Blutkörperchen. Virchow's Arch. Bd. 34, 1865.

2) Kölliker, Ueber die Blutkörperchen eines menschlichen Embryo und die Entwicklung der rothen Blutkörperchen bei Säugethieren. Zeitschr. f. rationelle Medicin, Bd. IV, 1846.

3) Neumann, Ueber die Bedeutung des Knochenmarkes für die Blutbildung. Arch. d. Heilkunde, Jahrg. X, 1869.

4) Cuénot, Sur le développement des globules rouges du sang. Comptes rendus, T. 106, 1880.

5) Löwit, Die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörperchen. Sitzungsberichte d. Wien. Akad., Bd. 95, Abth. III, 1887.

6) Askanazy, Blutbefund bei perniciöser Anämie. Deutsch. med. Woch., 1893, Nr. 35.

7) Ehrlich, Anämische Befunde. De- und Regeneration rother Blutscheiben. Farbenanalyt. Unters. z. Histol. u. Klinik des Blutes. Berlin 1891.

8) Eliasberg, Experimentelle Untersuchungen über die Blutbildung in der Milz der Säugethiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1893.

peripheren Schichte; im Gegentheil zeichnen sich in allen Fällen die Erythroblastenkerne, von den frühesten bis zu den spätesten Entwickelungsstadien derselben, durch sehr scharfe Contouren aus (Hämatoxylinfärbung); sogar die Kernfragmente besitzen wenigstens zu Anfang stets ebensolche scharfe Umrisse.

Pappenheim[1]) betrachtet den Kernschwund der Erythroblasten als eine einfache Degeneration des Zellkernes, welche auf keinen Fall mit der Degeneration des Zellleibes in Zusammenhang stehe, obgleich die entkernten Zellen als Scheiben nur eine kurze Zeit (vier Wochen) fortleben. Die Metaphase zu den Erythrocythen in Folge von Kernschwund wird in Erythroblasten von verschiedener Grösse beobachtet und kann in jedem Alter der Zelle anfangen, sowohl in jungen als auch in alten Erythroblasten. Deshalb kann die Metaphase als Ausdruck für die Reife der Blutzellen nicht dienen. Die Ursache der Metaphase muss in einer Ernährungsstörung der Kernes gesucht werden.

Es ist zu bemerken, dass die von Pappenheim beschriebene „Radform" der Erythroblastenkerne der Kernstructur der Erythroblasten bei allen von mir untersuchten Thieren sehr ähnlich ist. Pappenheim hält solche Veränderungen des Kernes für degenerative Erscheinungen. Es ist jedoch schwer, mit Pappenheim's Ansicht übereinzustimmen, wenn man folgende Umstände in Erwägung zieht. Erstens, ist die Radform ausschliesslich den Erythroblasten eigen; zweitens, wird sie an solchen Elementen beobachtet, welche ihrem Aeusseren nach vollkommen intakt erscheinen, welche die normalen Form- und Structurverhältnisse des Kernes und des Zellleibes beibehalten haben, und ebenfalls keine sichtbaren Abweichungen von der Norm im Sinne der Färbung beider Bestandtheile aufweisen; drittens, kommen Kerne mit solcher Structur bei einer grossen Zahl der Erythroblasten und dabei bei allen untersuchten Thieren vor; an manchen Objecten war diese Form sogar ausschliesslich vertreten. Wenn auch in einzelnen Fällen in den Erythroblasten Kerne mit netzförmiger Anordnung der Chromatinfäden beobachtet werden, so machen diese Formen stets eine unbedeutende Minderzahl aus; eine solche Anordnung des Chromatins kommt übrigens in

1) Pappenheim, Die Bildung der rothen Blutscheiben. Inaug.-Diss. Berlin 1895.

späteren Entwickelungsstadien vor. Wenn dabei an den radförmigen Kernen Erscheinungen des Zerfalles (Karyorrhexis + Karyolysis im Sinne Pappenheim's) wahrgenommen werden, so geschieht dies unter besonderen Umständen, beim Absterben der ganzen Zelle innerhalb der Gigantophagocyten (Tafel IX, Fig. 8, 10, 11, 12).

Die Vermehrung der Erythroblasten geschieht nach dem Typus der mitotischen Theilung (Taf. VIII, Fig. 16). Die Vermehrungsfähigkeit behalten die Erythroblasten scheinbar so lange, als ihr Kern noch keine bedeutenden Structurveränderungen erlitten hat. Die mitotische Theilung der Erythroblasten wird von den meisten Autoren, welche diesen Prozess beobachtet haben, anerkannt. Askanazy ist es sogar gelungen, unter dem Mikroskope die indirecte Kerntheilung innerhalb eines grossen rothen Blutkörperchens im Blute bei perniciöser Anämie zu beobachten.

Die Frage, ob die Erythroblasten schon von Anfang an hämoglobinhaltige Zellen seien oder ob die ursprünglichen Formen farblos wären, ist verschieden beantwortet worden. Als Vertreter der ersteren Ansicht erscheint Bizzozero[1]), nach dessen Meinung bei Vögeln die allerjüngsten Zellen (die sphärische Zelle mit sphärischem Kerne) schon durch Hämoglobin gefärbt sei, wenngleich weniger intensiv, als die vollkommen entwickelten rothen Blutkörperchen. Andere Autoren sind der zweiten Möglichkeit geneigt: Howell, Löwit, Denys, Foà, Wertheim, Müller, Disse u. A. Uebrigens enthalten nach Disse[2]) die Erythroblasten häufig Hämoglobin, können aber auch farblos sein. Nach Freiberg's Ansicht ist es schwer, mit Bestimmtheit festzustellen, ob die jüngsten Formen Hämoglobin enthalten oder nicht.

Nach v. d. Stricht[3]) bilden sich die ersten Erythroblasten während der Localisation des Blutbildungsprocesses in der embryonalen Leber aus den kernhaltigen rothen Blutkörper-

1) Bizzozero, Neue Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890

2) Disse, Blut und Gefässe. Ergebnisse der Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. I, 1891—1892.

3) v. d. Stricht, Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Arch. de biologie, T. XI, Fasc. 1, 1891.

chen des circulirenden Blutes, welche mehr oder weniger durch Hämoglobin gefärbt sind; später erscheint das Product ihrer Vermehrung in der Gestalt von farblosen Erythroblasten. Trotz der Meinung Cuénot's über die Betheiligung des Kernes (die von ihm sich loslösenden Körnchen spielen entweder die Rolle eines Ferments oder erscheinen als Eisenträger) an der Formirung von Hämoglobin leugnet v. d. Stricht jeglichen Zusammenhang zwischen Kernschwund und Hämoglobinbildung, da er in den abführenden Leberkapillaren eine grosse Zahl von schwach tingirten kernlosen rothen Blutkörperchen fand; andererseits wird neben den gefärbten Erythroblasten eine Menge fast ungefärbter kernloser Körperchen beobachtet.

Meine Beobachtungen führen zu anderen Resultaten: Behufs Beurtheilung der obigen Frage ist am meisten die combinirte Färbung mit Hämatoxylin-Rubin-Helianthin geeignet. An solchen Präparaten sind die hämoglobinhaltigen Erythrocyten bei einem bestimmten Grade der Einwirkung von Helianthinlösung intensiv roth gefärbt, besonders aber diejenigen, welche an der Peripherie des betreffenden Organes liegen, während die in den mehr centralen Theilen gelegenen entweder bedeutend schwächer gefärbt werden, oder gar nicht Rubin aufnehmen, sondern nur durch Helianthin gefärbt werden, welches auch das Leukocytenprotoplasma tingirt. Es zeigt sich nun der Erythroblastenleib in der Mehrzahl der Fälle gelb gefärbt (Helianthin); indessen kommen an Präparaten aus Müller'schen Flüssigkeit zuweilen einzelne Erythroblasten mit schwach rosa gefärbtem (Rubrin) Protoplasma vor.

Es sind noch besondere Varietäten der Kernform der Erythroblasten zu beachten. In den blutbildenden Organen einiger Thiere werden Kerne angetroffen, welche stark ausgezogen und sehr verjüngt sind, besonders im mittleren Theile, an den Enden aber keulenförmig verdickt, so dass sie eine Hantelform besitzen. Einige Kerne sind erst im Begriffe eine verlängerte Form anzunehmen, sich auszuziehen, während andere schon mehr oder weniger ausgezogen, verjüngt, zuweilen gebogen erscheinen (s. Taf. IX, Fig. 5). Dafür, dass dies Erythroblastenkerne sind, spricht erstens ihre intensive Färbung, welche sie von den schwach tingirten Leukocytenkernen scharf unterscheidet, und zweitens der Umstand, dass an ihren keulenförmig verdickten Enden die

namentlich den Erythroblasten eigene radiäre Anordnung der Chromatinstrahlen oft deutlich hervortritt. Häufig sind diese hantelförmigen Kerne dem Anscheine nach über dünne Bindegewebebalken oder über eine dünne Gefässwandung geworfen, wobei eine der Verdickungen im Gefässlumen liegt; der mittlere, stark verjüngte Theil des Kernes liegt an der Wandung selbst (dieselbe scheinbar durchbohrend), und der andere verdickte Theil des Kernes ist ausserhalb der Gefässwandung zwischen den Elementen der Milzpulpa angeordnet. Auf Taf. IX, Fig. 6 sehen wir, wie ein Erythroblast durch die Gefässwandung geht. Dürften nicht die soeben angeführten Ergebnisse die Ansicht von Denys[1]) über eine amöboide Bewegung der Erythroblasten bestätigen? v. d. Stricht, Löwit[2]) und Eliasberg streiten übrigens das Vorhandensein einer solchen kategorisch ab. Eliasberg meint, dass der Durchgang der kernhaltigen rothen Blutkörperchen durch die endotheliale Venenwandung der Milzpulpa einfach durch den Druck der sich vermehrenden benachbarten Elemente bedingt werde.

Leukoblasten. Es sind dies, wie gesagt, die jüngsten Zellformen bei der Entwickelung von Elementen der leukocytären Art. In manchen Organen, z. B. Milz und Lymphdrüsen, localisirt sich der Entwickelungsprocess der genannten Bildungszellen an bestimmten Theilen dieser Organe, von wo aus auch die Neubildung der Leukocyten ausgeht. Solche locale Herde bilden in der Milz die Malpighi'schen Körperchen, und in den Lymphdrüsen hauptsächlich die Follikel der Rindensubstanz. Im Knochenmark giebt es keine solche isolirte Productionscentren oder Anhäufungen von Körperchen als Lymphfollikel, wie sie Sanfelice[3]) nennt; hier sind die jungen Zellen ohne Ordnung mit Elementen verschiedener Altersstufen vermischt.

Sowohl die Leukoblasten als auch Leukocyten unterscheiden sich nach ihren morphologischen Merkmalen von den Erythroblasten sehr scharf. Ihr Kern ist stets weit weniger intensiv

---

1) Denys, Sur la structure de la moelle des os et la genèse dus sang chez les oiseaux. La Cellule. T. W. 1888.

2) Löwit, Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in blutzellenbildenden Organen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 38, 1891.

3) Sanfelice, Genèse des corpuscles rouges dans la moellle des os des vertébrés. Arch. italien. de Biologie, T. XIII, Fasc. 1, 1890.

gefärbt, was durch den verhältnissmässig geringeren Gehalt an Chromatinsubstanz in demselben bedingt wird. Die Kernform ist sogar in den frühesten Entwickelungsstadien niemals so regelmässig, wie bei den Erythroblasten, abgesehen von den weiteren Entwickelungsformen der Leukocyten, deren Kerne höchst mannigfaltige und unregelmässige Figuren bilden. Schon sehr früh erhalten die Leukoblastenkerne unregelmässige Conturen mit leichten Vertiefungen, Ecken u. s. w. Mitunter sind die Kerncontouren von einer dünnen, wenig ausgeprägten Linie begrenzt, an welcher stellenweise kleine Verdickungen wahrgenommen werden, die, wie auch die den Kern umgebende Linie, dunkel gefärbt sind (Hämatoxylin). Die erwähnten Verdickungen pflanzen sich in manchen Fällen auf einer grösseren oder kleineren Strecke in die Kernsubstanz fort und vereinigen sich hier zuweilen mit einer Chromatinscholle. Häufiger jedoch bilden diese Verdickungen eine kleine Zahl sehr kurzer Vorsprünge an dem Innentheile der peripheren Linie; in der Kernsubstanz selbst ist eine spärliche Menge von verschieden grossen und unregelmässig geformten Chromatinschollen eingelagert. In seltenen Fällen kann man eine kreuzförmige Anordnung der Chromatinstrahlen beobachten, welche mit der centralen Scholle theilweise zusammenhängen. Diese Kerne unterscheiden sich jedoch von denjenigen der Erythroblasten: 1) durch ihre unregelmässigen Contouren, 2) durch blasse Färbung, 3) durch stets geringfügige Menge von Chromatinstrahlen. In der Mehrzahl der Fälle ist in der Anordnung der Chromatinverdickungen und Schollen keine Regelmässigkeit und Ordnung wahrzunehmen; dabei ist ihre Zahl stets eine unbedeutende im Vergleiche zur Grösse des Kernes. Durch diesen Umstand wird auch die verhältnissmässig blasse Färbung der Leukocytenkerne bedingt. Uebrigens färben sich die Kerne der jüngeren Formen etwas dunkler, was von der geringeren Grösse der Kerne in gegebenem Falle und, folglich, von der dichteren Anordnung der Chromatinschollen auf einem kleineren Gebiete abhängt.

Der Leib der Leukoblasten und Leukocyten besitzt nicht so scharfe und bestimmte Umrisse, wie wir das bei den Erythroblasten gesehen haben. Ihr Protoplasma ist nicht homogen, glänzt nicht, sondern erscheint trübe, matt.

Die weitere Entwickelung der Leukoblasten geschieht in umgekehrter Ordnung im Vergleiche zu den Erythroblasten. Dort

haben wir die allmähliche Verkleinerung der ganzen Zelle und des Kernes bis zum gänzlichen Verschwinden des letzteren beobachtet; hier wächst, im Gegentheil, der Kern, vergrössert sich bis zu bestimmten Grenzen, zugleich vergrössert sich auch die ganze Zelle. Je nach dem Heranwachsen färbt sich der Kern allmählich blasser, da sich die Menge der Chromatinsubstanz dabei scheinbar nicht vergrössert.

Mit dem weiteren Verlaufe der Entwickelung ändert der Kern auch seine Form. Er erhält zunächst an der Peripherie eine mehr oder weniger tiefe Einbuchtung, welche später noch schärfer ausgeprägt ist. Der Kern zieht sich aus, wird verlängert, wird wurstförmig und gebogen. Indem er sich verlängert, verjüngt und noch mehr krümmt, erhält er höchst mannigfaltige Umrisse, die für die Leukocytenkerne so charakteristisch sind. Auf der Taf. VIII, Fig. 11, 12, 13, sind die Elemente eines Malpighi'schen Körperchens abgebildet, welche die allmähliche Entwickelung von den jüngsten Formen (die Zellen der centralen Zone des Malpighi'schen Körperchens, welche unmittelbar an der Peripherie des centralen Gefässes angeordnet sind) bis zu den reiferen (die Zellen der mittleren und der peripheren Zone) präsentiren. Die spätesten Entwickelungsformen werden im benachbarten Gewebe beobachtet.

Die Leukoblasten und Leukocyten vermehren sich durch Mitose. Dafür sprechen einerseits auch die vielen unter jungen Elementen vorkommenden Mitosen (die Follikel der Lymphdrüsen, die Malpighi'schen Körperchen), anderseits — Mitosen höchst charakteristischer granulirter Leukocyten (s. Taf. VIII, Fig. 15), die zuweilen angetroffen werden.

Somit sind die Unterscheidungsmerkmale der Erythro- und Leukoblasten folgende:

Erythroblasten:	Leukoblasten:
1. Der Kern besitzt eine runde oder ovale Form.	Der Kern ist von unregelmässiger Form.
2. Der Kern ist reich an Chromatin und färbt sich daher intensiv.	Der Kern ist weniger reich an Chromatin und färbt sich daher auch weniger intensiv.
3. Das Kernchromatin hat eine charakteristische Anordnung in Form von radiären Strahlen, zuweilen netzförmig.	Die Anordnung des Chromatins ist nicht so charakteristisch, häufig sogar fehlt jegliche Ordnung.

Erythroblasten:	Leukoblasten:
4. Der Zellleib hat scharfe Umrisse.	Der Zellleib ist ohne scharfe Grenzen.
5. Das Protoplasma ist homogen, hyalin.	Das Protoplasma ist trübe.

Beide Zellarten vermehren sich durch mitotische Theilung.

Auf die Beschreibung der bei den einzelnen untersuchten Thierarten gewonnenen Specialbefunde soll hier nicht näher eingegangen werden. Das was von diesen Befunden nicht bereits im Vorstehenden mitgetheilt wurde, wird man in der folgenden Zusammenstellung der Resultate finden.

Ergebnisse.

1. Die stäbchenförmige Körnung ist nicht nur den Leukocyten des Vogelblutes eigen, sondern kommt auch in den Leukocyten einiger Säugethiere (Katze) vor.

2. Im Gegentheil zu den gewöhnlichen sphärischen Körnern weisen die stäbchenförmigen eine gewisse Differenzirung der sie aufbauenden Substanz auf, was sich durch das Auftreten von dunklen (intensiv tingiblen) und hellen (nicht tingiblen) pünktchenförmigen Gebilden in den Stäbchen kennzeichnet. Diese Eigenheit besitzen übrigens nur die Stäbchenkörner des Vogelblutes.

3. Sowohl die Leukocyten als auch die Erythrocyten erleiden, ehe sie vollkommen reif werden, eine Reihe von successiven Umwandlungen der ursprünglichen Bildungszellen, welche sich durch specifische Eigenheiten für jede Art der genannten Körperchen auszeichnen.

4. Die Verwandlung der Erythroblasten in definitive kernlose Körperchen der Säugethiere geschieht durch den intracellulären Zerfall des Kernes, welcher zunächst Veränderungen in seiner Structur erleidet und sich progressiv verkleinert. Die Partikelchen des zerfallenen Kernes verschwinden, werden so zu sagen resorbirt, aufgelöst. In anderen Fällen kann der Kern scheinbar durch allmähliche Atrophie verschwinden, welche sich durch progressive Abnahme des Volumens, Structuränderung und durch allmählichen Schwund der tingiblen Kernsubstanz (ohne vorläufigen Zerfall desselben in Theile) kundgiebt.

5. Die Entwickelung und Verwandlung der Erythroblasten geschieht in den blutbildenden Organen. Von ihnen steht in erster Reihe das Knochenmark, welches bei den Säugethieren diese Function während des ganzen Lebens des Organismus bewahrt und stets eine reichliche Menge von Entwicklungsformen der rothen Blutkörperchen enthält.

6. Die Milz der Säugethiere ist ebenfalls an der Bildung von rothen Blutkörperchen betheiligt, wobei die blutbildende Thätigkeit des genannten Organes auch während des Extrauterinlebens, sogar bei ganz alten Thieren conservirt bleibt. Aber während bei den Embryonen und auch während einer bestimmten Periode nach der Geburt des Thieres in der Milz eine lebhafte Neubildung einer grossen Menge von farbigen Elementen stattfindet, wird mit dem Alter des Individuums die Function der Milz in dieser Hinsicht etwas schwächer, wie das aus dem verhältnissmässig geringen Gehalte an Entwickelungsformen bei älteren Thieren zu ersehen ist. Sonach besteht im späteren Alter nur ein quantitativer Unterschied zwischen dem Knochenmark und der Milz. Jedoch kann die blutbildende Function der letzteren unter gewissen Verhältnissen wieder erhöht werden. So z. B. wird eine Anhäufung einer grossen Menge verschiedener Erythroblastenformen zur Zeit der Schwangerschaft und bei mangelhafter Thätigkeit des Knochenmarkes (Fettmark) beobachtet.

7. Die Entwickelung und die Verwandlung der Erythroblasten geschieht in der Milzpulpa selbst. Die Malpighischen Körperchen sind an diesem Vorgange gar nicht betheiligt. Die späteren Entwickelungsformen der Erythroblasten kommen auch in den Venen der Milzpulpa vor, aber weit seltener und in viel geringerer Menge.

8. Die Lymphdrüsen sind weder bei den jungen noch den alten Thieren an der Bildung der rothen Blutkörperchen, wenigstens unter normalen Verhältnissen, betheiligt. Jedoch auch in ihnen beobachtet man zuweilen unter gewissen Umständen höchst spärliche Erythroblasten, wie wir das bei schwangeren Meerschweinchen und bei erwachsenen Hunden mit stark entwickeltem Fettmarke gesehen haben.

9. Bei den Vögeln haben die Bildungszellen der rothen Blutkörperchen denselben Charakter, wie bei den Säugethieren.

10. Im Knochenmark, in der Milz und den Lymphdrüsen findet ausser der Neubildung von Blutkörperchen auch ein Untergang derselben statt. Letzterer wird durch Gigantophagocyten bewirkt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Kultschitzky, sage ich für die gütige Unterstützung bei dieser Arbeit meinen wärmsten Dank.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII u. IX.

Alle Abbildungen sind mit Hülfe des Zeichenapparates nach Abbé neuester Construktion (Zeiss) ausgeführt; Mikroskop von Reichert.

Tafel VIII.

Fig. 1, 2 und 3. Leukocyten aus dem Blute eines Hühnchens. Die verschiedenartigen stäbchenförmigen Körner sind mit einem hellen centralen Punkte versehen. Die Punkte sind dunkelviolett gefärbt (mit bräunlicher Nüance). Auf Fig. 1 liegt neben dem Leukocyten ein rothes Blutkörperchen. Der Leukocytenkern ist voluminös, hat in der Mitte eine Einbuchtung, ist schwach grünlich gefärbt; der Leukocytenleib ist nur theilweise conservirt. Auf Fig. 2 nimmt den grössten Theil des Körperchens ein schwach grünlich gefärbter Kern ein, das Protoplasma des Leukocyten ist nur an einer Stelle an der Kernperipherie (als Sichel) erhalten geblieben. Auf Fig. 3 sind das Protoplasma und der Leukocytenkern gut erhalten — der Kern ist rundlich, voluminös, das Protoplasma umgiebt denselben als regelmässiger Reif.

Oel-Immersion $^1/_{12}$ (18) + Compensations-Ocular Nr. 12; Färbung mit Ehrlich's neutraler Lösung (Orange+saures Fuchsin+Methylgrün).

Fig. 4. Ein Häufchen Leukocytenkörner aus dem Blute eines anderen Hühnchens. Die Körner sind spindelförmig, sie sind deutlich violett gefärbt, haben einen centralen Punkt, welcher gleich intensiv violett gefärbt ist. Die Körner sind neben den anliegenden rothen Blutkörperchen dicht angehäuft. Das Leukocytenprotoplasma ist zerstört, die Spuren des Kernes sind

nicht abgebildet, um die Deutlichkeit der Zeichnung zu erhöhen.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Comp.-Oc. Nr. 12; Färbung mit Ehrlich's neutraler Lösung (saures Fuchsin + Methylenblau).

Fig. 5. Ein Leukocyt aus dem Blute eines dritten Hühnchens. Die Contouren desselben sind deutlich ausgeprägt; zwei Kerne sind schwach grünlich gefärbt. Die Körner sind spindelförmig, violett tingirt, besitzen einen centralen dunkel-violetten Punkt.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Comp.-Oc. Nr. 12; Färbung mit Spilling's neutraler Mischung (saur. Fuchsin + Methylgrün).

Fig. 6 und 7. Leukocyten mit Körnern von runder Form aus dem Blute eines Hühnchens. Auf Fig. 6 ist der Leukocytenkern gut conservirt, der Leib nur theilweise. Auf Fig. 7 sind die Contouren des Körperchens deutlich ausgeprägt, gleich wie auch seine drei Kerne, die als hellere Flecken erscheinen.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Comp.-Oc. Nr. 12; Färbung mit Ehrlich's neutraler Lösung (Orange + saures Fuchsin + Methylgrün).

Fig. 8, 9 und 10. Leukocyten aus dem Blute eines Hühnchens. Kerne derselben intensiv durch Hämatoxylin gefärbt, die Bezirke des Protoplasmas zwischen den Körnern etwas schwächer durch Hämatoxylin oder durch das Gemisch des letzteren mit Eosin, die spindelförmigen Körner ungefärbt, blass[1]).

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Comp.-Oc. Nr. 12; Eosin-Hämatoxylin nach Ehrlich.

Fig. 11, 12 und 13 zeigen die allmähliche Entwickelung der Elemente der Malpighi'schen Körperchen in der Milz eines erwachsenen Hundes. Auf Fig. 11 Elemente der centralen Schicht des Malpighi'schen Körperchens, gelegen in unmittelbarer Nachbarschaft des centralen Gefässes, von dem ein Theil der Wandung abgebildet ist. Auf Fig. 12 Elemente der mittleren Schicht desselben Körperchens. Auf Fig. 13 Elemente der peripheren Schicht.

Oel-Immersion $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Fig. 14. Farblose Blutkörperchen und ein Erythroblast (a), gelegen im weiten Lumen der Vene. Präparat der Milz von demselben Hunde.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Fig. 15. Mitotische Theilung eines granulirten Leukocyten aus dem Knochenmark eines Hundes.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 3 (Zeiss).

Fig. 16. Mitotische Theilung von Erythroblasten aus der Milz eines erwachsenen Hundes.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

---

1) Der Unterzeichnete verfehlt nicht darauf hinzuweisen, dass die spindelförmigen Körperchen der Figuren 1, 3, 4, 5, 8, 9 u. 10 stark an parasitäre Bildungen erinnern. Waldeyer.

Tafel IX.

Fig. 1. Verschiedene Entwickelungsstadien der Erythroblasten in der Milz einer erwachsenen (schwangeren) Hündin. Die successive Reihe der Entwickelungsformen ist durch die Buchstaben des Alphabets bezeichnet.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Fig. 2. Erythroblasten und Leukocyten aus dem Knochenmark eines Meerschweinchens.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 2.

Fig. 3. Erythroblasten aus der Milz desselben Meerschweinchens.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 2.

Fig. 4. Erythroblasten und Leukocyten aus dem Knochenmark einer Taube. Der successive Entwickelungsgang ist durch Buchstaben angedeutet.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 3 (Zeiss).

Fig. 5. Verschiedenartig ausgezogene und gekrümmte Erythroblastenkerne aus der Kaninchenmilz.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 3 (Zeiss).

Fig. 6. Durchgang eines Erythroblasten durch die Wandung eines Blutgefässes. Kaninchenmilz.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 3 (Zeiss).

Fig. 7, 8, 9, 10 und 11. Gigantophagocyten aus der Meerschweinchenmilz. Alle Riesenzellen enthalten in ihrem Protoplasma tropfenförmige Gebilde, die durch Hämatoxylin intensiv gefärbt sind. Diese Bildungen besitzen vorzugsweise eine regelmässige runde Form, seltener ist ihre Form mehr oder minder unregelmässig.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Fig. 12. Phagocyt aus dem Malpighi'schen Körperchen der Milz eines anderen Meerschweinchens. Dreifache Färbung (Rubin + Hämatoxylin + Helianthin). Ausser den tropfenförmigen durch Rubin rosa gefärbten Gebilden ist im Protoplasma der Riesenzelle ein fremdes Zellelement eingelagert. Letzteres liegt scheinbar innerhalb einer grossen Vacuole.

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 3 (Zeiss).

Für alle Riesenzellen ein und dieselben Bezeichnungen:

a) Die Kerne der Riesenzellen selbst.

b) Die Kerne der von den Phagocyten aufgenommenen fremden Elemente; diese Kerne zeigen bedeutende Structurveränderungen in Zusammenhang mit dem Processe ihrer Zerstörung.

c) Fremde Elemente, die scheinbar in Vacuolen innerhalb der Gigantophagocyten liegen. Auf Fig. 10 präsentirt sich die Zelle als eine regelmässige, scharf contourirte Scheibe mit zwei grossen Chromatintropfen (Rest des zerfallenen Kernes); um die Scheibe befindet sich ein deutlich bemerkbarer, vollkommen ungefärbter ringförmiger Streifen. Dasselbe auf Fig. 7 nur mit dem Unterschiede, dass hier der farblose

Streifen nur einen Theil der Peripherie des fremden Elements als schmale Sichel umgiebt.

d) Fremde Zellen innerhalb der Phagocyten; vom Protoplasma dieser aufgenommenen Elemente ist nur ein heller Flecken übrig geblieben; in letzterem sind tropfenförmige Chromatinschollen (Kernrest) eingelagert. Auf Fig. 7 sind die genannten Chromatintropfen mit einem centralen hellen Punkte versehen.

Fig. 13 präsentirt einige Formen von tropfenförmigen Einschlüssen im Protoplasma der Gigantophagocyten. Diese Einschlüsse sind mit 1—2 hellen Punkten versehen, welche auf dem dunklen, durch Hämatoxylin intensiv schwarz gefärbten Tropfen scharf hervortreten; häufig nehmen diese Punkte eine andere Färbung an (Orange, Aurantia).

Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Fig. 14 und 15. Zellelemente, deren Kerne zerfallen und verschieden verändert erscheinen. Aehnliche Elemente werden sowohl innerhalb der Phagocyten, als auch ausserhalb derselben als einzelne Exemplare zwischen den Zellen der Malpighi'schen Körperchen und der Milzpulpa beobachtet. Meerschweinchenmilz. Oel-Imm. $^1/_{12}$ (18) + Oc. Nr. 4.

Sämmtliche Abbildungen sind vom Autor nach der Natur gezeichnet und in Farben aquarellirt worden.

Die Entwicklung der äusseren Form des Forellen-Embryo.

Von

Fr. Kopsch.

Assistent am I. anatomischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel X und XI.

I. Einleitung.

Diese Arbeit ist hervorgegangen aus der von Herrn H. Virchow angeregten und mit den Herren Sobotta und Ziegenhagen sowie dem Verfasser angestellten Untersuchung über die Entwicklung der Knochenfische, insbesondere derjenigen der Forelle.

Während durch die bei dem gemeinschaftlichen Unternehmen vorgenommene Arbeitstheilung, welche den einzelnen volle Freiheit

liess, erreicht wurde, dass jeder mit ganzer Kraft das ihm zugetheilte Gebiet bearbeiten konnte, ohne sich selber mit der Durcharbeitung an sich wohl sehr wichtiger für sein Thema jedoch nebensächlicher Fragen aufzuhalten, wurde die Einheitlichkeit der Anschauung durch häufige gemeinsame Besprechungen der von den einzelnen gewonnenen Erfahrungen gewahrt. Hierbei wurde, sicherlich nicht zum Nachtheil der einschlägigen Litteratur, manche Auffassung umgestaltet und verändert, ehe sie zur endgültigen Niederschrift kam. Für die jüngeren Theilnehmer sind diese Besprechungen von grossem erzieherischem und für die geistige Durchbildung unschätzbarem Werthe geworden und gebührt dem Veranstalter der gemeinsamen Arbeit Herrn H. Virchow unsere dankbare Anerkennung in grösstem Maasse.

Mit in erster Linie ist die gemeinsame Durcharbeitung den Oberflächenbildern zu Gute gekommen, der Basis jeder entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung. Herr Sobotta fertigte unter Zugrundelegung zahlreicher von mir angefertigter Photographien der einzelnen Stadien unter strenger Vergleichung auch der geringsten Kleinigkeiten und mit peinlichster Genauigkeit die Skizzen, nach denen die geschickte Hand von Fräulein Ziegenhagen, der Schwester unseres Genossen, die ungemein schwierigen Zeichnungen in so meisterhafter Weise zur Darstellung gebracht hat.

II. Vorbemerkungen.

Bevor ich an die Beschreibung der Oberflächenbilder des Forellenkeimes herantrete, will ich einigen Erwägungen Raum geben, welche mich veranlassten zu den schon seit langer Zeit und recht zahlreich vorhandenen Oberflächenbildern wiederum neue hinzuzufügen.

In den Angaben und Abbildungen bestehen unter den einzelnen Autoren, von denen ich nenne[1]) Ollacher, His, von Kupffer, Goronowitsch, Henneguy, zahlreiche Ver-

1) Abbildungen einzelner Stadien finden sich ausserdem in zahlreichen Arbeiten über Knochenfisch-Entwicklung, so bei Kollmann, H. E. Ziegler. Ein Eingehen auf die dort abgebildeten Figuren würde zu weit geführt haben und dürfte auch Angesichts der genauen Besprechung der von den oben angeführten Autoren gegebenen Bildern nicht nothwendig sein.

schiedenheiten. Die Gründe für diese zum Theil recht erheblichen Unterschiede sind, abgesehen davon, dass einzelne Autoren mit vorgefassten Meinungen an die Untersuchung herantraten, im wesentlichen rein technischer Art und zwar:

1. Die Art der Fixirung. — Es ist bekannt, dass gerade bei unserem Material Quellungen und Schrumpfungen in viel erheblicherem Maasse vorkommen als anderswo. Henneguy beschreibt (4, S. 479) den quellenmachenden Einfluss der Picrinschwefelsäure und den Schrumpfung bewirkenden der Chromsäure. Je nachdem nun von den Autoren die eine oder die andere Flüssigkeit angewandt wurde, mussten die Bilder mit Nothwendigkeit verschieden ausfallen, zumal da die einzelnen Theile des Keimes durch die Reagentien in ungleicher Weise betroffen werden. Dazu kommt noch, dass namentlich bei Anwendung von Säuren die Embryonalanlage trotz ihres opaken Aussehens sehr viel Licht durchlässt, so dass:

2. Von allen Autoren Züge vom durchfallenden Lichte mit in das Oberflächenbild hineingezogen wurden, was für den unbefangenen Beschauer der Abbildungen natürlich zu grossen Missverständnissen Anlass giebt, umsomehr als kaum jemals angegeben ist, welche Züge dem reinen Oberflächenbilde entsprechen und was auf Rechnung des durchfallenden Lichtes zu setzen ist.

3. Ist bei der Zartheit der Reliefs die richtige Wahl der Beleuchtung während der Beobachtung und der Anfertigung der Zeichnung von grosser Bedeutung: Grenzen, welche bei der Beleuchtung von der einen Seite deutlich sind, können bei Beleuchtung von einer anderen Seite her undeutlich werden oder gänzlich verschwinden. Furchen und Grübchen sehen tiefer oder flacher aus, je nachdem das Licht unter stumpfem oder spitzem Winkel das Object trifft, wobei auch bald mehr, bald weniger Züge vom durchfallenden Lichte sichtbar werden. Alle diese Punkte müssen sorgfältig erwogen werden, denn gerade von der richtigen Beleuchtung hängt neben geeigneter Conservirung das Aussehen des Oberflächenbildes am meisten ab.

4. Existiren bei den jungen Stadien eine grosse Anzahl von Varianten, welche unterschieden werden müssen: erstens als individuelle Ausbildungen innerhalb derselben Entwicklungsstufe und zweitens als in der Entwicklung voraus geeilte oder zurückgebliebene Embryonen.

Es handelt sich also für die folgende Beschreibung der Oberflächenbilder um dreierlei:

1. Für jede Stufe der Entwicklung ein typisches Bild zu finden.

2. Die häufigsten und am zahlreichsten vorkommenden Abweichungen von dem Typus zu beschreiben und auf denselben zurückzuführen.

3. Die Differenzen zwischen den Angaben der Autoren und unseren eigenen mit Rücksicht auf die beiden erstgenannten Punkte und unter Zuhülfenahme der in den oben angeführten 4 Abschnitten enthaltenen Erwägungen zu analysiren und richtig zu stellen.

III. Technik.

Die von mir ausschliesslich benutzte Fixirungs-Methode hat mit allen Einzelheiten H. Virchow ausgearbeitet; dieselbe giebt stets ausgezeichnete Resultate, sowohl für das Studium der Oberflächen-Bilder als auch für die microscopische Untersuchung.

Sie besteht aus einer Vorfixirung und einer Nachbehandlung. Erstere wird immer ausgeführt mittelst einer Chromessigsäure, für die letztere können die verschiedensten Flüssigkeiten benutzt werden. Die Zusammensetzung der Chromessigsäure ist folgende:

Chromsäure	2,00 gr.
Aqua dest.	900,0 ccm.
Acid. acet. glac.	100,0 ccm.

In 30 ccm. dieser Mischung, welche sich in einer kurzen weiten Röhre oder weithalsigen Flasche befindet, bringt man 5—10 Eier und lässt dieselben unter mehrmaliger schonender Bewegung des Gefässes, welche dazu dient, die Eier von allen Seiten mit der Flüssigkeit in Berührung zu bringen, 5—10 Minuten darin. Die Einwirkungsdauer beträgt 10 Minuten für junge Stadien (bis zur halben Umwachsung des Dotters); von diesem Stadium an immer weniger, so dass für Embryonen bei Dotterlochschluss 5 Minuten vollkommen ausreichend sind. Nach genügender Einwirkung der Vorfixirungs-Flüssigkeit werden die Eier in eine Chromsäure-Lösung 2:1000 Wasser gebracht und möglichst sofort weiter verarbeitet, indem man das einzelne Ei, dessen Keimscheibe man gewinnen will, in ein Schälchen mit

0,7 oder 1,0 % Kochsalz-Lösung bringt und die Eischale in irgend einer schonenden Weise entfernt. In dieser Kochsalzlösung bleibt der durch die Vorfixirung nicht geronnene Dotter vollständig flüssig und kann mittels einer Pipette oder besser eines mehr oder weniger feinen spitz ausgezogenen Röhrchens, in welches man die Kochsalzlösung saugt, durch Abblasen von der Unterseite der Keimscheibe entfernt werden. Nach dem „Abblasen" wird die Keimscheibe mittelst eines Löffelchens, in dessen Höhlung dieselbe schwimmt, in die gewünschte Nachbehandlungs-Flüssigkeit übertragen. Am besten zur Erhaltung und Sichtbarmachung der Reliefs haben sich erwiesen die concentrirte wässrige Sublimat-Lösung und die Chrom-Osmium-Essigsäure. In ersterer genügt ein Aufenthalt von 2 Stunden, darnach Behandlung mit Jod-Alcohol u. s. w. Bei der Fixirung mittels der Chrom-Osmium-Essigsäure ist ganz besonders auf sorgfältiges langdauerndes Auswaschen zu legen. Die Keime dunkeln sehr stark nach. Die deutlichsten Oberflächenbilder erhält man bei Anwendung der letztgenannten Fixirungs-Flüssigkeit, doch kann man nach einiger Uebung auch an den mit Sublimat fixirten Embryonen alle Einzelheiten ebenso deutlich erkennen.

IV. Beschreibender Theil.

Ich fange an mit der Beschreibung des Oberflächenbildes bei der ausgebildeten Morula, d. h. bei demjenigen Stadium, in welchem die Furchung ihr Ende erreicht hat und der Keim aus einem Haufen von Zellen besteht.

Die Morula erscheint, wie es His (5) treffend ausgedrückt hat, in Gestalt eines runden plattgedrückten Kuchens mit gewölbter oberer Fläche und ringsherum gleichmässig gewölbtem Rande. Die peripherische Partie derselben hängt mit dem Dotter nicht zusammen, sondern ragt über die Oberfläche der Dotterkugel hinaus, derart, dass man das Aussehen des Keimes als pilzförmiges bezeichnen kann.

Das erste Zeichen der beginnenden Embryonalbildung besteht, rein descriptiv ausgedrückt, in einer Ausbreitung und Abflachung des Keimes derart, dass die Abflachung am stärksten ist an dem der späteren Embryonalanlage gerade gegenüberliegenden Theil der Peripherie des Keimes und von dort aus die Oberfläche allmählich nach der Stelle der späteren Embryonal-

anlage hin ansteigt, wie es auch Oellacher (9) beschreibt, während andere Autoren von morphologischen Gesichtspunkten aus sagen, dass die Embryonalanlage sich in einer Verdickung des hinteren Randes verräth. Dabei ist der übergewölbte Rand, wie ihn die Morula zeigt, verschwunden, der Rand der Keimscheibe, wie wir von nun an den Keim bezeichnen wollen, geht mit den vorderen und seitlichen Theilen seiner Peripherie unter Bildung einer niedrigen Schwelle in die Oberfläche der Dotterkugel über. Der hintere Rand jedoch ist am höchsten über das Niveau der Dotterkugel erhoben, zwar in viel geringerem Maasse als der Rand der Morula, aber hinreichend deutlich, um eine Orientirung der Keimscheibe zu ermöglichen. Am Profilbilde drückt sich die Ungleichmässigkeit der Wölbung dadurch aus, dass der vordere Theil der Keimscheibe in einer Flucht mit der Peripherie der Dotterkugel verläuft, während der hintere Theil eine stärkere Krümmung zeigt und sich durch eine scharfe Einkerbung von dem Dotter abgrenzt.

Der Keimscheibenrand bedeckt nicht völlig das peripherische Syncytium[1]), sondern wird von demselben im ganzen Umkreis überragt, was am deutlichsten an Präparaten aus Flemming's Flüssigkeit zu sehen ist.

In Betreff der Angaben in der Literatur muss bemerkt werden, dass abgesehen von Oellacher keiner der Autoren dieses Stadium genauer hinsichtlich der äusseren Form der Keimscheibe beschrieben hat. Der Grund dafür liegt darin, dass die an sich schon sehr geringen Niveaudifferenzen durch ungeeignete Fixirung und ungünstige Beleuchtung völlig zum Verschwinden gebracht werden. Ausserdem sind die individuellen Verschiedenheiten hier recht gross, so dass man thatsächlich nicht alle Keimscheiben mit Sicherheit orientiren kann, da in einer Anzahl von Fällen die Erhebung in der Gegend der späteren Embryonalanlage nicht deutlich ausgesprochen ist und der Rand der Keimscheibe ringsherum dasselbe Aussehen darbietet. Die Hauptsache bleibt aber doch, dass zur Wahrnehmung dieser feinen Unterschiede die Aufmerksamkeit erst geweckt und der Blick durch mehrfache Untersuchungen erst geschärft werden muss.

1) Vergl. H. Virchow, Literatur-Verzeichniss Nr. 11.

Stadium I (Tafel X, Fig. 1, 1 a).

Die nächste specielle Differenzirung an der Keimscheibe besteht in dem Auftreten des bekannten Knopfes am hinteren Rande. Dieser Knopf, welcher einer circumscripten vor dem hinteren Rande befindlichen Erhebung, dem „Embryonalschilde" Oellachers, vorausgeht, hat von den Autoren die verschiedensten Namen erhalten, je nach der Bedeutung, welche man ihm beilegte[1]). Wir wollen ihn wegen seiner äusseren Form einfach als Knopf bezeichnen, um nicht eine bestimmte Vorstellung hinsichtlich seiner Bedeutung durch eine der bekannten Bezeichnungen vorweg zu nehmen. Um eine deutliche Vorstellung bei unseren Lesern zu erwecken, bemerken wir, dass der Knopf nach zwei Richtungen prominirt, nach oben und nach hinten, und dass die Ausbildung desselben in den einzelnen Stadien eine wechselnde ist.

Durch das Auftreten des Knopfes verliert die Keimscheibe ihre kreisrunde Gestalt, sie wird in der Richtung von vorne nach hinten etwas verlängert, erscheint aber im übrigen gleichmässig von der Mitte nach vorne und den Seiten hin abgeflacht. Der hintere vor dem Knopfe gelegene Theil zeigt wie im vorigen Stadium einen steileren Abfall und setzt sich durch eine Schwelle vom Dotter ab, was sich am deutlichsten wie am vorigen Stadium im Profilbilde ausspricht. Der Knopf liegt in dem Rande der Keimscheibe und prominirt mehr nach oben als nach hinten.

Nunmehr wird auch die Keimhöhle, welche auf dem vorhergehenden Stadium anfing sich zu bilden, auch bei der äusseren Betrachtung sichtbar; dieselbe ist bei dem vorigen Stadium nicht beschrieben, da sie äusserlich noch nicht sichtbar war. Es soll hier noch besonders betont werden, dass lediglich die Durchsichtigkeit des Daches die Keimhöhle erkennen lässt und dass derselben an gut conservirten Keimscheiben keinerlei Reliefs der Oberfläche entsprechen. Es muss jedoch die Keimhöhle auch in der Zeichnung des Oberflächenbildes ausgedrückt werden, da sie wesentlich das Aussehen der Keimscheibe mit bestimmt, man muss sich aber bei der Betrachtung stets bewusst sein, dass es nur Züge vom durchfallen-

---

1) Schwanzknospe, Oellacher; Randknospe, His; Endknospe, v. Kupffer; Randhügel, v. Kupffer; Proeminence caudal, Balfour; Bourgeon caudal, Henneguy.

den Lichte sind, welche dieselbe zu Gesicht bringen. Sie erscheint als ein dunkleres Feld, welches rings umgeben ist von einer helleren Zone. Diese Zone (Keimwulst Oellacher) ist am schmalsten am vorderen Rande der Keimscheibe, während sie vor dem Knopfe die grösste Breite zeigt. In Folge dessen ist die Gestalt der Keimhöhle nicht genau kreisrund, sondern entspricht einem Kreise, von welchem durch eine Sehne ein Segment abgeschnitten ist. Am besten wird man aus Fig. 2, Tafel X eine Vorstellung von der Gestalt der Keimhöhle bekommen; zugleich wird man bemerken, dass die Stellen, an denen die Sehne die Peripherie des Kreises trifft, sanft ausgerundet sind.

Dieses Stadium entspricht der „primitiven Embryonalanlage" Oellacher's und dem Stadium A. von Henneguy, sowie v. Kupffer's Fig. 4. Es ist zu bemerken, dass von den genannten Autoren nur v. Kuppfer den Knopf erwähnt. Henneguy zeichnet zwar in Figur 13 die Keimscheibe derart, dass man annehmen muss, er habe den Knopf auf diesem Stadium gesehen; doch fehlt auf der bei stärkerer Vergrösserung gezeichneten Fig. 47 auch die geringste Andeutung desselben. Die Ursache liegt abgesehen von der schwierigen Conservirung wohl auch daran, dass gerade auf diesem Stadium die Ausbildung des Knopfes zahlreiche Verschiedenheiten zeigt. Man trifft denselben von sehr gut ausgebildeten Exemplaren bis zu ganz abgeflachten, welche nur an dem Hervorragen nach hinten erkennbar sind.

von Kupffer's Fig. 4 (No. 8) zeigt den Knopf und vor demselben schon einen Embryonalschild. Trotz des letzteren muss die Keimscheibe, nach welcher die genannte Figur gezeichnet ist, als zu unserem Stadium I gehörend bezeichnet werden, und ich gründe diese Auffassung in erster Linie auf die Grösse, d. h. auf den Durchmesser der Keimscheiben in den einzelnen Stadien. Die Keimscheibe, nach welcher unsere Fig. 1, Tafel X gezeichnet ist, hat einen Durchmesser von 2,1 mm und das nächste Stadium Fig. 2, auf welchem vor dem Knopfe der Embryonalschild vorhanden ist, einen solchen von sogar 2,5 mm. Da nun der Durchmesser der Keimscheibe der Figur 4 von Kupffer's nur 1,68 mm beträgt (Nr. 8, pag. 22), so ist dieselbe noch viel zu jung, um schon einen Embryonalschild zeigen zu können. Wenn wir uns nach einer Erklärung dafür umsehen, dass bei einer so jungen Keimscheibe der Anschein

eines Embryonalschildes erweckt werden konnte, so werden wir dazu namentlich die durch von Kupffer angewandte Fixirungsmethode heranziehen[1]. Dieselbe ist, wie ich aus eigenen Erfahrungen weiss, für die Stadien bis Dotterlochschluss vollkommen ungeeignet, da einmal in Folge der starken Quellung des Dotters die Embryonalanlage stark gegen die Ei-Schale gedrückt und dadurch verunstaltet wird, zum anderen aber der von der Chromsäure intensiv braun gefärbte Dotter durch die dünneren Theile der heller gebliebenen Embryonalanlage durchscheint und so zu Täuschungen über die Relief-Verhältnisse Veranlassung giebt.

Diese Anschauung über für die Oberflächenbilder wenigstens ungünstige Fixirungsmethode des Herrn von Kupffer wird gestützt durch das Aussehen der Figuren 5—14 in der citirten Arbeit, von denen namentlich die Figuren 10—14 mehr Züge durchfallenden als auffallenden Lichtes enthalten. Erst die Figuren 15—17 können als Oberflächenbilder bezeichnet werden, der Kopf in Figur 17 muss sogar als sehr instructives und die thatsächlichen Verhältnisse anschaulich wiedergebendes Bild bezeichnet werden. Diese Kritik der von Kupffer'schen Abbildungen glaube ich hier vorweg nehmen zu sollen, um damit zu begründen, warum ich auf dieselben bei den folgenden Stadien nicht im Einzelnen eingehen werde.

Stadium II (Taf. X, Fig. 2, 2 a).

Auf diesem Stadium erhebt sich vor dem Knopfe ein Feld („Embryonalschild" Kupffer, Oellacher) dessen Form zwischen der eines Rhombus und einer Ellipse steht oder anders ausgedrückt, welches die Gestalt eines Rhombus mit stark abgerundeten Ecken hat. Die hintere Ecke hängt direct mit dem Knopf zusammen, die vordere ist der Keimhöhle zugewandt, die beiden seitlichen hängen mit einer Zellmasse zusammen, welche den Raum zwischen dem rhombischen Feld und dem Rande der Keimscheibe ausfüllt und zwar nicht so sehr über die Fläche erhoben ist, wie der Embryonalschild, aber sich doch etwas über

1) v. Kupffer lässt die Eier 24 h in $^1/_3$% Chromsäurelösung, legt dieselben auf 1—2 Stunden in destillirtes Wasser, entfernt die Eihaut, wäscht 12 Stunden lang mit destillirtem Wasser aus und behandelt dann die Eier in verschiedener Weise weiter.

das Niveau der Keimscheibe erhebt, von vorne nach hinten sanft ansteigend. Diese Zellmassen (Embryonalsaum Kupffer, Oellacher) gehen in den zelligen Randring über.

Aus der Literatur kommen in Betracht: Oellacher Fig. 7 u. 8, Goronowitsch Fig. 1, Henneguy Fig. 48 u. 49.

Die Fig. 7 von Oellacher ist durchaus irreleitend und daher zu verwerfen, so sehr wir auch sonst die Genauigkeit in den Angaben dieses Autors bewundern. Der ausserordentlich scharf hervortretende Hügel, welcher die Embryonalanlage vorstellen soll, ist für einen Knopf zu gross und für einen Embryonalschild zu klein. Letzterer hat, sobald er überhaupt sichtbar wird, stets die oben beschriebene rhombische Gestalt. Es ist schwer zu sagen, in welcher Weise sich in das Zustandekommen der Fig. 7 mangelhafte Beobachtung, schlechte Fixirung und ungeeignete Zeichnung getheilt haben. Indessen ist sicher, dass die zu starke Wulstung des Randringes (Keimwulst von Kupffer und Oellacher) eine Folge schlechter Zeichnung ist, die unregelmässigen Höcker des Hinterrandes aber in schlechter Fixirung ihren Grund haben. Der zellige Randring ist ja in der That dicker als das Dach der Keimhöhle und zwar ist er, wie aus Schnittbildern zu ersehen ist, am dicksten an einer etwas nach innen von der Peripherie der Keimscheibe gelegenen Stelle. Da nun diese dickere Parthie weniger Licht durchlässt, als die central und peripher von ihr liegenden Theile, entsteht für unser Auge das Bild eines Wulstes.

Was die Figur 8 desselben Autors anbetrifft, so entspricht dieselbe einer Stufe zwischen unseren Stadien III und IV. Auch hier muss die zu starke Wulstung des „Randwulstes" sowie des Embryonalschildes bemängelt werden, abgesehen davon, dass weder bei dieser noch bei der vorher besprochenen Figur der Embryonalsaum in der Zeichnung ausgedrückt ist.

Henneguy's Stad. B., welches, wie er angiebt Oellacher's Stad. des „runden Embryonalschildes" entsprechen soll, hat eine ganz abweichende Gestalt. Es zeigt keinen Embryonalschild, sondern eine vor dem Knopfe gelegene seichte Depression, welche seitlich von zwei Zellmassen begrenzt wird. Solche Bilder erhält man bei Keimscheiben, an denen die Reliefs nur schwach ausgeprägt sind und schon eine Andeutung der Rückenfurche vorhanden ist, wenn die angewandte Fixirungsmethode eine der-

artige ist, dass sie viele Züge vom durchfallenden Lichte durchlässt.

Die Fig. 49 entspricht einem etwas vorgerückteren Stadium, ungefähr der Figur 8 von Oellacher, und entspricht im Wesentlichen den thatsächlichen Verhältnissen, abgesehen davon, dass das Vorspringen des Knopfes nach oben nicht ausgedrückt ist, auch ist hier der Embryonalsaum gezeichnet, was in Oellachers Figur nicht der Fall ist.

Stadium III (Taf. X, Fig. 3 u. 3 a).

Die Embryonalanlage hat eine birnförmige Gestalt angenommen. Der sagittale Durchmesser ist länger geworden, der transversale kürzer, d. h. es ist zugleich mit der Verlängerung der Embryonalanlage eine Verschmälerung derselben eingetreten. Der hintere schmale Theil geht direct in den Knopf über. In der Mittellinie verläuft eine seichte Furche[1]), welche kurz vor dem Knopfe beginnt und sich bis an die Grenze des vorderen und mittleren Drittels der Embryonalanlage erstreckt. Der Embryonalsaum beginnt an der breitesten Stelle der Embryonalanlage, verläuft mit einem nach vorne offenen Bogen seitwärts und geht allmählich schmaler werdend sowohl nach hinten als auch seitwärts in den zelligen Randring über.

Die Erhebung der Embryonalanlage über das Niveau der Keimscheibe ist namentlich im vorderen breiten Theile viel ausgesprochener als auf dem vorhergehenden Stadium. Der hintere schmale Theil dagegen erhebt sich nur sehr wenig über den angrenzenden Embryonalsaum und geht dicht vor dem Knopf, von der Mitte nach den Seiten sanft abfallend ohne deutliche Abgrenzung in den zelligen Randring über. Der Knopf ist deutlicher und in seiner Gestalt bestimmter geworden als auf Stad. II; er hat meist eine kugelige Form. Er prominirt am stärksten nach hinten, weniger nach oben. Abweichungen des Knopfes von der sphärischen Form sowie Differenzen in dem Hervorragen nach oben und hinten sind recht zahlreich. Am häufigsten ist neben der kugeligen die birnförmige Gestalt, welche das schmale Ende nach vorne richtet, während das breite nach hinten vor-

1) Rückenfurche, Stricker, Oellacher, His, Goronowitsch; Sillon medullaire, Henneguy.

springt. In einem Falle wurde ein sehr schmaler langgestreckter Knopf beobachtet, welcher ungefähr halb so schmal war als für dieses Stadium typisch ist, dafür aber mehr als das Doppelte an Länge hatte. Hierbei war der hintere Theil der Embryonalanlage vom Knopf durch eine deutliche Furche abgesetzt und lag um die ganze Länge desselben vom zelligen Randring entfernt.

Die Rinne, welche schon auf jüngeren Keimscheiben sichtbar wird, beginnt kurz vor dem Knopfe. Sie ist schmal und scharf dicht vor demselben, verbreitert sich nach vorne und geht mit ihren im stumpfen Winkel zusammenstossenden Seitenwänden allmählich in die gewölbte Oberfläche der Embryonalanlage über. Bei der Beurtheilung dieser Rinne, welche schon durch C. E. v. Baer beschrieben und mit der Medullarfurche beim Hühnchen verglichen worden ist, hat sich ein literarischer Gegensatz herausgebildet, welcher den Leser verwirrt. Auf der einen Seite steht Goette (2), der die Entwicklung des Medullarrohrs bei Salmoniden trotz der abweichenden Verhältnisse doch auf Einstülpung zurückführt, auf der anderen Calberla (1), der einen anderen Modus der Bildung des Centralkanales annimmt.

Indem ich zu dieser Frage Stellung nehme, betrachte ich es von vornherein als selbstverständlich, dass in einer so principiellen Frage ein wirklicher Gegensatz nicht bestehen kann, dass also ein anderer Modus der Bildung des Centralkanals, wie Calberla ihn annimmt, nicht vorliegt. Ich deute vielmehr den Vorgang so, dass eine Medullarrinne der Idee nach auch hier vorhanden ist, dass aber diese Rinne durch Aneinanderlagerung der Ränder verschlossen wird und dass erst später der Hohlraum im Innern, d. h. der Centralkanal durch Auseinanderweichen der beiden Seitenhälften wieder sichtbar wird. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt die bekannte Stellung der Zellen im Innern der soliden Anlage eine besondere Bedeutung.

Wenn ich mich soweit dem Gedankengang von Goette anschliesse, so muss ich doch der Behauptung anderer Autoren entgegentreten, dass das Ectoderm in seiner ganzen Dicke sich an dieser „Einstülpung“ betheiligt. Es kommt ja hier nicht darauf an, eine vergleichend morphologische Auffassung in ihren Consequenzen zu verfolgen auf Kosten der Thatsachen, sondern die Thatsachen zu analysiren, d. h. festzustellen, wie weit dabei allgemeine morphologische und wie weit abgeänderte Verhält-

nisse vorliegen, und da muss ich hervorheben, dass die Deckschicht von Anfang an und späterhin von der Einstülpung ausgeschlossen bleibt. In diesem Punkt schliesse ich mich den Angaben von Goette (2, S. 150) an.

Diese Punkte mussten hier genauer zur Sprache gebracht werden, weil ohne das die Oberflächenbilder der nun folgenden Stadien nicht richtig verstanden werden können.

Nach dieser Abschweifung wollen wir die Angaben und Abbildungen der Autoren prüfen, welche in das Bereich unseres Stad. III. fallen. Es sind dies Fig. 3 u. 4 His; Fig. 9 Oellacher; Henneguy Fig. 50 (Stad. C.); Goronowitsch Fig. 2, 3, 4.

Was Oellacher's Figur 3 angeht, so ist, abgesehen davon, dass der Embryonal-Saum in der Zeichnung nicht ausgedrückt ist, zu bemängeln erstens die Wulstung des zelligen Randringes, zweitens der zu kleine Knopf und drittens die zu starke Erhebung der Embryonal-Anlage über die Fläche. Ueber das Zustandekommen des Wulstes an Stelle des flach nach aussen abfallenden zelligen Randringes ist bei der Beschreibung des Stad. II. genauer besprochen worden. Die zu starke Erhebung der Embryonalanlage ist ein Kunstproduct und kann entstanden sein einerseits durch Abhebung der Schichten innerhalb der Embryonal-Anlage, andrerseits durch Schrumpfung oder auch durch beide Ursachen, welche bei ihrem Zusammentreffen steigernd wirken mussten, da die Abhebungen der Schichten von einander wesentlich im Bereiche der Embryonalanlage auftreten, während die Schrumpfung vorwiegend den ausserembryonalen Theil betrifft. Auf diesem Wege entstandene Bilder sind mir häufig genug zu Augen gekommen, um mein Urtheil darüber zu einem ganz sicheren zu gestalten. Mit Borax-Carmin gefärbte und mit salzsäurehaltigem Alcohol behandelte Keimscheiben zeigen eine sehr unangenehme und störende Quellung und Abhebung der Keimblätter von einander, während anderseits bei Durchfärbung mit alaunhaltigen Hämatoxylinlösungen der schrumpfende und gerbende Einfluss des Alauns eine Zusammenziehung des ausserembryonalen Bezirkes und damit ein ausserordentlich starkes Hervorragen der Embryonalanlage bedingt.

Henneguys eigenthümliche Abbildung zeigt die Embryonalanlage bestehend aus zwei Wülsten, welche am Knopf

zusammenhängend und nach vorne divergirend eine V-Figur erzeugen. Zwischen den Schenkeln der V liegt ein dreieckiges Feld, welches bezeichnet wird als „première ebauche de la gouttière médullaire". Was das Zustandekommen einer solchen Figur anlangt, so könnte man hierfür in erster Linie die Beleuchtung gerade von vorne her in Anspruch nehmen, bei welcher namentlich bei wenig über die Fläche erhobenen Embryonalanlagen ein der Henneguy'schen Abbildung ähnliches Bild entsteht. Allerdings trifft man zuweilen, wenngleich äusserst selten, thatsächlich auf Keimscheiben, welche bei jeder Beleuchtung das von Henneguy gezeichnete Bild geben, doch kann die in Rede stehende Abbildung nicht als ein typisches Stadium angesehen werden.

Bei Goronowitsch entsprechen die Figuren 2, 3, 4 dem Stadium III. Es ist wohl kaum nothwendig Angesichts der durchaus ungeeigneten Fixirungsmethode dieses Autors, der mangelhaften Zeichnung und der Voreingenommenheit der Arbeit auf eine nähere Kritik derselben einzugehen. Es soll nur noch hervorgehoben werden, dass die Furchen im Bereiche der Embryonalanlage niemals ein solches Aussehen darbieten, wie es Goronowitsch angiebt, und ich zweifele nicht daran, dass dieselben zum grössten Theil Kunstprodukte sind. Letzteres folgt einmal aus der grossen Variabilität dieser Gebilde, welche schon Henneguy aufgefallen ist, und zum anderen Mal daraus, dass die Abgrenzungen der Gehirnabschnitte, welche nach Goronowitsch's Ansicht durch die von ihm beschriebenen Grübchen gebildet sein sollen, ganz andere sind, wie aus unserer Darstellung hervorgeht.

His Fig. 2 ist wohl als gleichalterig unserem Stadium III zu betrachten, wenn auch die mediane Rinne stark übertrieben ist und das Hervorragen des Knopfes nach hinten nicht ausgegedrückt ist.

Ueber die Figur 1 desselben Autors zur völligen Klarheit zu kommen war mir leider nicht möglich. Während in den schon besprochenen Abbildungen und den unserigen im wesentlichen dieselbe Grundform vorherrscht, zeigt die Figur von His ein ganz abweichendes und befremdendes Aussehen, zumal wenn man sich vorstellt, dass dieselbe nach des Autors Angaben ein jüngeres Stadium repräsentirt als das in Fig. 2 dargestellte, ja die erste Spur des sich abgliedernden Embryo sein soll. Hier

liegen nur zwei Möglichkeiten zur Erklärung vor, wie mir scheint. Entweder war die Embryonalanlage schon weiter entwickelt als die in Figur 2 von His dargestellte und würde dann unserer Figur 4, Tafel X entsprochen haben, von welcher sich die His'sche Figur ganz ungezwungen ableiten lässt oder eine Embryonalanlage entsprechend unserer Fig. 2, Tafel X hat in Folge ungeeigneter Conservirung und ungünstiger Beleuchtung zur Entstehung der genannten Abbildung geführt. Eine Entscheidung darüber zu treffen ist mir, wie gesagt, nicht möglich, da His von den beiden in Rede stehenden Figuren keine Querschnitte abgebildet hat, aus denen die Erkennung der Stadiums mit Leichtigkeit möglich ist.

Stadium IV (Taf. X Fig. 4,).

Die Embryonalanlage ist erheblich länger geworden, hat sich aber dabei nur in geringem Grade verschmälert. Man erkennt an derselben zwei deutlich von einander abgegrenzte Theile. Der vordere besteht aus einem hufeisenförmig gestalteten nach hinten offenen Wulst, der hintere Theil, auf welchem der Knopf liegt, ist flach und erhebt sich kaum über den seitlich angrenzenden schmaler gewordenen Embryonalsaum. Zwischen den beiden Schenkeln des Hufeisens liegt eine flache breite Grube, welche der Rinne des vorhergehenden Stadiums entspricht. Der Knopf ist birnförmig und ragt nur nach oben, nicht nach hinten vor.

Der Embryonalsaum bildet an der vorderen Hälfte eine schmale seitliche Zone, wird nach hinten breiter und rundet den Winkel zwischen Randring und Embryonalanlage aus.

Was die Deutung dieses eigenthümlichen und wegen des flachen Reliefs schwer darzustellenden Bildes anbetrifft, so entspricht der hufeisenförmige sich stark über die Fläche erhebende Wulst dem vor dem Knopfe gelegenen Theil der Embryonalanlage des vorhergehenden Stadiums. Der flache hintere Theil ist der Zuwachs, um den sich die Embryonalanlage verlängert hat.

Diese Anschauung wird gestützt durch Uebergangsformen zwischen den Stadien III und IV, an denen dicht vor dem Knopfe die seitlich von der Furche gelegenen Seitentheile der Embryonalanlage des Stadiums III durch eine je nach dem Entwicklungsgrade schmalere odere breitere Rinne von dem Knopf getrennt sind.

Die individuellen Schwankungen in diesem Stadium betreffen vor allem die hinteren Enden der Hufeisenschenkel, weniger die anderen Theile: In einigen Fällen laufen die Schenkel nach hinten flach aus, bei anderen Keimen sind sie durch eine scharfe Schwelle abgesetzt und steigen steil aus dem hinteren flachen Theil hervor. Die zwischen den Schenkeln befindliche Grube ist mehr oder weniger breit, sie kann so schmal sein, dass sie wie ein Spalt erscheint.

Die Besprechung der hierhergehörigen Abbildungen aus der Literatur erfolgt am Schlusse der Beschreibung des folgenden Stadiums.

Stadium V (Taf. X, Fig. 5).

Die Gestalt der Embryonalanlage entspricht, abgesehen von der eingetretenen Verlängerung, im Wesentlichen derjenigen des vorhergehenden Stadiums. An den vorderen erhabenen hufeisenförmigen Wulst mit der zwischen den Hufeisenschenkeln gelegenen Grube schliesst sich der hintere flach liegende Theil an, der hinten in den zelligen Randring und seitlich in den Embryonalsaum übergeht. Die Abgrenzung des flachen Theiles vom Embryonalsaum ist deutlich zu erkennen und zwar einmal durch die im Vergleich zu dem früheren Stadium stärkere Erhebung, andrerseits durch das Erscheinen einer dunkleren Linie, welche an den Enden der Hufeisen-Schenkel beginnend nach hinten zieht und in einiger Entfernung vom hinteren Rand nach der Seite umbiegend, verschwindet, doch ist dieselbe keineswegs wie sich aus den Schnittbildern ergiebt, der Ausdruck einer Furche oder Rinne, sondern ist augenscheinlich aus der Anordnung der in diesem Bezirk liegenden Zellen und ihrer Kerne zu erklären.

Am vorderen Theile der Embryonalanlage bestehen die Veränderungen im Vergleich zu dem Stadium IV in einer Verschmälerung und der dadurch hervorgerufenen Verengerung und Vertiefung der zwischen den Hufeisenschenkeln gelegenen Grube. An den hinteren Enden der Hufeisenschenkel sind durch seichte Furchen zwei rundliche Hervorragungen abgegrenzt, welche wichtige Marken darstellen, da sie — wie sich aus der Betrachtung der folgenden Stadien ergeben wird — die Gegend des Hinterhirns bezeichnen. Man kann somit von diesem Stadium an die Kopf- und Rumpfanlage unterscheiden und von einander abgrenzen.

Der Knopf hat dasselbe Aussehen und dieselbe Lage wie im vorhergehenden Stadium; er ragt nur nach oben, nicht nach hinten vor.

Der Embryonalsaum liegt als eine schmale Zone neben dem vorderen Theile der Embryonalanlage, biegt ungefähr in der Höhe der oben beschriebenen Hervorragungen seitwärts in flachem Bogen um und vereinigt sich mit dem zelligen Randring.

In der Literatur finden sich keine unseren Stadien IV und V ähnliche Abbildungen. Der inneren Differenzirung nach entsprechen den beiden Stadien Oellacher's Fig. 10 und Henneguy's Figuren 51 und 52.

Henneguy spricht zwar davon, dass der vordere Theil der Embryonalanlage seiner Figur 51 annähernd hufeisenförmige Gestalt habe, weicht aber in der Zeichnung von seiner Darstellung ab, indem er die Schenkel des Hufeisens nach hinten in zwei undeutlich abgegrenzte Wülste übergehen lässt, welche mit dem bedeutend nach hinten vorspringenden Knopfe zusammenhängen. Henneguy hat sich durch eine gewisse äussere Aehnlichkeit seiner Fig. 51 mit Oellacher's Fig. 9 verleiten lassen, dieselben als gleichweit entwickelte Embryonalanlagen aufzufassen, doch ergiebt sich aus der Vergleichung der zu denselben gehörigen Schnittbildern, dass Oellacher's Fig. 9 unserem Stadium III und Henneguy's Fig. 51 unserem Stadium IV und V entspricht. Was die Figur 52 von Henneguy und die Fig. 10 bei Oellacher anbetrifft, so entsprechen dieselben einander im Wesentlichen und sind wohl aus der Abbildung unseres Stadiums V zu erklären. Wenn nämlich der Niveau-Unterschied zwischen dem vorderen erhobenen und dem hinteren flachen Theil der Embryonalanlage nicht deutlich ausgesprochen ist, so kann man leicht zu einer Auffassung des Oberflächenbildes kommen, wie wir sie in den Figuren der beiden Autoren finden.

Stadium VI (Taf. X, Fig. 6).

Dieses Stadium ist charakterisirt durch die bedeutende Verschmälerung der ganzen Embryonalanlage und durch die Erhebung des auf den beiden vorhergehenden Stadien flach ausgebreiteten hinteren Theiles derselben. An Stelle der breiten und tiefen Grube, welche auf den Stadien IV und V zwischen den Schenkeln des Hufeisens liegt, finden wir eine schmale Rinne,

welche an der Grenze des vorderen gegen das mittlere Drittel der Embryonalanlage beginnend nach dem Kopfe zu allmählich undeutlicher wird. Die Hinterhirn-Hervorragungen der hinteren Enden der Hufeisenschenkel in Fig. 5 sind nach der Mittellinie hin einander nähergerückt und nur noch durch eine schmale Rinne von einander getrennt. Dicht vor und hinter den Hervorragungen zeigt die in der Mittellinie verlaufende Rinne kleine rautenförmige Erweiterungen. Das zwischen dem Kopf und den Hinterhirn-Hervorragungen liegende Stück der Embryonalanlage enthält das Centralnervensystem (Nachhirn und Rückenmark) sowie die Urwirbelzone, welche indessen äusserlich noch nicht von einander abzugrenzen sind. Der Knopf ist von rundlicher Gestalt und ragt sowohl nach oben als auch wieder nach hinten hervor.

Der Embryonalsaum begleitet als schmale Zone die ganze Embryonalanlage; er wird nach hinten breiter und geht in den zelligen Randring über.

Oellacher's Fig. 11 und Henneguy's Fig. 53 entsprechen diesem Stadium. Oellacher's Fig. zeigt ein merkwürdiges Aussehen, dessen Deutung recht schwierig ist, wie der Autor selber sagt. Ebensowenig wie Henneguy habe ich je ein solches Bild zu Gesicht bekommen und man kann wohl mit Henneguy annehmen, dass es sich hier um eine Deformität handelt, welche der Embryo dadurch erlitten hat, dass er von der unter dem Einfluss der Fixirungs-Flüssigkeit quellenden Dottermasse stark gegen die Eischale gepresst wurde.

Henneguy's Figur 53 entspricht im Grossen und Ganzen unserem Stadium, doch sind mir die in derselben gezeichneten Furchen und Grübchen in der Weise niemals zu Gesicht gekommen. Für dieselben gilt dasjenige, was über Goronowitsch's Abbildungen auf Seite 195 gesagt worden ist.

Stadium VII (Taf. X, Fig. 7).

An der Embryonalanlage sind nunmehr durch seitliche seichte Einkerbungen drei Stücke gesondert, ein vorderes, mittleres und hinteres.

Das vordere Stück, ungefähr ein Drittel der Länge der Embryonalanlage einnehmend, enthält in seinem vorderen abgerundeten und gegen die benachbarten Abschnitte der Keimscheibe steil abfallenden Theil die noch nicht von einander getrennte

Vorderhirn- und Mittelhirnanlage, nebst den durch eine fast unmerkbare dunkele Linie von dem Gehirn abgegrenzten Augenblasen. Im Bereiche der Mittelhirnanlage deutet eine feine, dunkle Linie den letzten Rest der bei den vorhergehenden Stadien besprochenen medianen Furche an.

Der mittlere Abschnitt der Embryonalanlage ist aus der medianen Vereinigung der bei den Stadien V und VI beschriebenen Hinterhirn-Hervorragungen entstanden. Er ist flach und zeigt keinerlei Differenzirungen.

Der hintere Theil erscheint als eine vorne breitere, nach hinten schmaler werdende Erhebung, welche nach den Seiten sanft abfällt und hinten in direkter Verbindung mit dem Knopfe steht. Diese Erhebung enthält das centrale Nervensystem des Rumpfes (Nachhirn und Rückenmark) und ist seitlich durch eine flache Rinne von der Urwirbelzone abgesetzt.

Der Knopf ragt nach oben und hinten vor, er hängt zusammen seitlich mit dem Randring, nach vorne mit den vor ihm gelegenen Theilen.

Der Embryonalsaum ist im Bereiche der Vorderhirn- und Mittelhirnanlage schmal, verbreitert sich in der Höhe des Hinterhirn und geht, allmälich breiter werdend, in den Randring über.

Oellacher's Fig. 12 und Henneguy's Fig. 55 sind der inneren Differenzirung nach entsprechende Stadien, dem äusseren Aussehen nach scheinen sie in der Mitte zu stehen zwischen diesem und dem vorhergehenden. Besondere Beachtung verdient ausser den Furchen und Grübchen, von denen an unserer Figur nichts zu erkennen ist, das hintere Ende der Embryonalanlage. Auf den Abbildungen beider Forscher weichen die Seitenhälften der Embryonalanlage vor dem Knopfe auseinander und bilden einen Winkel, in welchem der letztere gelegen ist. Dass solche Bilder häufig vorkommen, soll nicht geleugnet werden. Auch ich habe dieses Auseinanderweichen gesehen und zwar vornehmlich an solchen Präparaten, welche mit Borax-Carmin gefärbt und mit Salzsäure-Alcohol nachbehandelt worden waren. Henneguy legt dieser Erscheinung keine tiefere Bedeutung bei und erklärt das Auseinanderweichen als ein scheinbares, welches durch eine seichte Vertiefung vor dem Knopfe hervorgerufen wäre. Zu dieser Erklärung kann ich noch hinzufügen, dass an Schnittbildern keinerlei Unebenheiten des Contours

dem geschilderten Bilde entsprechen. Diese Erscheinung muss mithin gerechnet werden zu denjenigen, welche auf Rechnung des Lichteinfalls und der Kernstellung im Innern der Embryonalanlage kommen. Diese Auffassung wird noch dadurch gestützt, dass das scheinbare Auseinanderweichen der Seitenhälften vor dem Knopfe nur bei bestimmtem Lichteinfall zu sehen ist.

Stadium VIII (Taf. X, Fig. 8 u. 8 a).

Dieses Stadium ist ausgezeichnet durch das Auftreten der ersten bei Oberflächen-Betrachtung sichtbaren Urwirbel. Die Sonderung der drei beim vorhergehenden Stadium beschriebenen Abschnitte der Embryonalanlage ist deutlicher geworden dadurch, dass die seitlichen Einschnitte, welche dieselben trennen, tiefer geworden sind und sich auch in querer Richtung über die Embryonal-Anlage fortsetzen, wodurch auch bei Betrachtung der Profilansicht die Abgrenzung der Hirnabschnitte sehr deutlich wird.

Am vorderen Theil treten die Augenblasenanlagen seitlich neben der kielartig nach oben und vorne vorspringenden Vorderhirnanlage als ellipsoidische Körper vor, wie man am besten am Profilbilde sehen kann. Die Vorderhirnanlage überragt den vorderen Rand der Augenblasen und fällt steil gegen die Keimscheibe ab. Nach dem Mittelhirn ist sie durch eine seichte Einbiegung abgegrenzt.

Die Mittelhirngegend ist breit; an derselben kann man den Hirntheil noch nicht abgrenzen von den seitlich gelegenen Mesodermmassen, welche den Kieferbogen darstellen.

An dem Hinterhirnabschnitte, welcher von der Mittelhirnanlage und der Rumpfanlage durch seitliche und quere Einkerbungen getrennt ist, zeigt sich eine neue seitliche Einkerbung ungefähr in der Mitte seiner Länge. Dieselbe ist das erste Zeichen der ersten Kiemenspalte. Das vor derselben liegende Stück enthält in seinen seitlichen Theilen die dorsal gelegene Anlage des Gehörbläschens und eine ventral gelegene Mesodermanhäufung, die Anlage des Hyoidbogens. Der hinter der Anlage der ersten Kiemenspalte gelegene Theil ist die Anlage des dritten und der folgenden Visceralbogen.

Die Anlage der Gehörbläschen liegt, wie noch besonders hervorgehoben werden soll, auf diesen frühen Stadien über dem Hyoidwulst, während sie sich später über der ersten Kiemen-

spalte und noch später über dem dritten Visceralbogen findet. Diese Verschiebung des Gehörbläschens erklärt sich wohl daraus, dass die Kiemenbogen bei ihrer weiteren Entwicklung nach medial und vorne wachsen.

An der Rumpfanlage bemerkt man eine axiale Erhebung, welche an der Hinterhirngrenze keulenartig verbreitert anfängt, nach hinten schmaler wird und allmählich wieder breiter werdend in den Knopf übergeht. Diese Erhebung, welche seitlich durch tiefe Furchen begrenzt wird, ist das Nachhirn und das Rückenmark. Seitlich von dem axialen Strang liegt die Urwirbelzone als ein schmales Band, welches nach vorne und hinten schmaler werdend hier anscheinend von dem axialen Strang überlagert wird. In der Mitte der Urwirbelzone, ziemlich gleich weit entfernt vom Knopf und dem Hinterhirn, bemerkt man ungefähr 11 Urwirbel, welche durch schmale Spalten von einander getrennt sind. Die seitliche Abgrenzung der Urwirbel von den Seitenplatten ist noch nicht so deutlich zu erkennen wie auf den älteren Stadien.

Der Knopf erreicht auf diesem Stadium seine grösste Ausbildung; er ragt bedeutend nach oben und nach hinten vor.

Der Embryonalsaum zeigt gegenüber früheren Stadien kaum erwähnenswerthe Verschiedenheiten.

Oellacher's Fig. 13 und 14 und Henneguy's Fig. 57 sind die entsprechenden Stadien. Der Embryo, nach welchem Oellacher seine Figuren gezeichnet hat, war vielleicht etwas weiter entwickelt als unser Stadium, da die Gegend der Gehörblasen nebst den Anlagen für den zweiten und dritten Visceralbogen schon in der nierenförmigen Figur zu erkennen ist (Oellacher Fig. 13 p. O.), welche die genannten Organe zusammengenommen bei ungünstiger Beleuchtung zeigen.

Die Zeichnung (l. c. Fig. 13) lässt im Ganzen viel zu wünschen übrig und ist sicher von einem schlecht fixirten Embryo angefertigt, bei welchem viele Züge vom durchfallenden Lichte vorhanden waren. Die Fig. 14 von Oellacher zeigt denselben Embryo nach Aufhellung in Terpentinöl und ist nur geeignet, das vorhin ausgesprochene Urtheil zu befestigen. Bedeutend besser ist der von Henneguy in Fig. 57 abgebildete Embryo, an welchem zwar nicht so viel Einzelheiten wie an unserer Figur zu erkennen sind, der aber seinem Aussehen nach sehr wohl mit unserer Figur übereinstimmt.

Stadium IX (Taf. XI, Fig. 9 u. 9 a).

Die Embryonalanlage ist bedeutend länger geworden. Der Dotter ist bis auf einen kleinen Bezirk umwachsen, dessen Durchmesser 1,5 : 1,25 mm beträgt.

Auf diesem Stadium tritt zuerst mit besonderer Deutlichkeit hervor das Bestreben der Embryonalanlage, sich aus der Fläche zu erheben und sich ventral zusammen zu schliessen. Dadurch gelangen die Anlagen der Kiemenbogen, die Anlage des Gehörbläschens und die Urwirbelzone, welche noch auf dem vergangenen Stadium in der Fläche ausgebreitet lagen, an die Seite des jetzt bedeutend höheren Centralnervensystems. Diese ventrale Zusammenschiebung und Erhebung wird natürlich am stärksten ausgebildet sein in den ältesten Theilen des Embryo, d. i. in seinem vorderen Abschnitt, während das jüngste vor dem Knopf gelegene Stück noch in der Fläche angebreitet ist.

Sehen wir uns nun die einzelnen Organe an:

Die Augenblasen sind grösser und ragen deutlicher hervor neben der zwischen ihnen eingeschlossenen Vorderhirnanlage, welche kielartig vorspringt und vorne steil abfällt. Die Grenze derselben gegen das Mittelhirn wird namentlich an Profilansichten deutlich als eine seichte quere Vertiefung.

An der Mittelhirngegend sind ausser einer geringen axialen Erhebung, welche die Anlage des Mittelhirns darstellt, keinerlei bemerkenswerthe Erscheinungen aufgetreten.

Bedeutende Veränderungen dagegen zeigen die nun folgenden Abschnitte: An dem Hinterhirntheile ist eine deutliche Trennung der Hinterhirnanlage von den seitlich gelegenen Organen durch seichte Rinnen zu erkennen. Der Hyoidwulst und der dritte Visceralbogen erscheinen als halbkuglige dem Kopf seitlich ansitzende Hervorragungen, und sind auch gegen die Keimscheibe durch ventrale Einkerbungen abgegrenzt. Das flache Grübchen zwischen den beiden Wülsten ist die Anlage der ersten Kiemenspalte.

Das Gehörbläschen liegt noch grösstentheils oberhalb des Hyoidwulstes. Die Höhlung im Innern desselben ist nur bei Ober-Ansicht der Embryonalanlage zu erkennen.

Der Hyoidwulst, das Gehörbläschen und die Anlage des dritten Visceralbogens bilden zusammen die bohnenförmigen Körper, welche Oellacher in Fig. 13 und Henneguy in Fig. 58 und 59 abbilden.

Hinter der Hinterhirnanlage beginnt mit keulenförmiger Anschwellung die axiale Erhebung, welche das Nachhirn und das Rückenmark enthält. Die Grenze von Nachhirn und Rückenmark ist noch nicht zu erkennen, beide Theile gehen continuirlich in einander über. Dabei wird das Rückenmark immer schmaler, ungefähr bis zur Mitte der Rumpflänge (ca. Gegend des 12. Urwirbels), nimmt dann nach dem Knopfe hin wieder an Breite zu und geht schliesslich in denselben über.

Seitlich von dem axialen Strang liegt die Urwirbelzone, in welcher 18 deutlich von einander getrennte Urwirbel unterschieden werden können. Hinter den Kiemenbogen-Anlagen liegt ein nach hinten urwirbelartig begrenztes Stück, welches mehr als doppelt so lang ist als ein Urwirbel. Das Aussehen der vordersten Urwirbel ist von dem der hintersten erheblich verschieden, wie Bilder bei durchfallendem Lichte zeigen. Bei auffallendem Lichte und der geringen Vergrösserung fallen dieselben in diesem Stadium noch nicht besonders auf; im Allgemeinen sind auf diesem Stadium die vorderen Urwirbel höher als die letzten, während letztere breiter sind.

Die Gegend vor dem Knopf zeigt das primitive Verhalten, welches auf Stadium VIII die ganze Rumpfregion zeigt: Das Medullarrohr ist nur durch dunklere Linien von den seitlichen Theilen abgegrenzt, und die Urwirbelzone ist auch nicht so deutlich zu erkennen. Der Knopf ist breit und ragt mehr nach hinten, weniger nach oben vor.

Der Embryonalsaum ist nunmehr im ganzen Bereich der Embryonalanlage auf eine schmale Zone reducirt.

Das Dotterloch ist birnförmig, doch ist weder die Gestalt noch die Grösse desselben, wie es in Fig. 9 u. 9a abgebildet ist, typisch für einen Embryo von 18 Urwirbeln. In Bezug auf diese Eigenschaften ist die Zahl der Varianten ausserordentlich gross, so dass die Grösse des Dotterloches allein ohne Angabe der Urwirbelzahl und der sonst für das Stadium charakteristischen Kennzeichen nicht zur Bestimmung des Stadiums ausreicht.

Der zellige Randring fällt nach dem Dotterloch steil ab, während er sich in die Keimhaut allmählich verliert. Die Dicke desselben ist verschieden, einmal an den einzelnen Stellen desselben Dotterloches, indem gewöhnlich die dem Knopfe zunächst liegenden Partien am dicksten sind und die demselben gegen-

überliegenden Stelle am dünnsten, andererseits schwankt dieselbe bei den einzelnen Embryonen in den weitesten Grenzen. Hier finden sich nicht allein Unterschiede zwischen den einzelnen Arten — wie z. B. Salmo salvelinus einen äusserst dünnen zelligen Randring zeigt im Vergleich zu dem gewöhnlich sehr kräftigen, gedrungenen von Trutta fario —, sondern auch zwischen den Eiern der einzelnen Bruten, so dass man häufig bei den Eiern aus derselben Brut ganze Reihen aufstellen kann von dem dünnen, kaum sichtbaren bis zum kräftigst entwickelten Randring.

Bei Henneguy finden wir in der Fig. 58 ein Stadium, bei welchem neben 14 deutlich abgebildeten Urwirbeln die Augenblasen und die Anlagen für Gehörorgan, Hyoidbogen und dritten Visceralbogen zwar sehr schematisch, jedoch in den Verhältnissen richtig gezeichnet sind. Die drei zuletzt genannten Anlagen werden, wie es Oellacher bei der Fig. 13 thut, als nierenförmiges Gebilde dargestellt, welches in seiner Gesammtheit als Gehörorgan-Anlage bezeichnet wird. Merkwürdig ist, dass Henneguy den Embryo, nach welchem Oellacher's Fig. 14 gezeichnet ist, als gleichalterig demjenigen seiner Fig. 58 ansieht, während die Fig. 14 von Oellacher nur das Bild des in Terpentinöl aufgehellten Embryo der Fig. 13 ist.

Stadium X (Taf. XI, Fig. 10 u. 10 a).

Der Dotter ist bis auf ein kleines Loch hinter dem Knopfe umwachsen. Der Embryo befindet sich auf dem Stadium des „Dotterlochschlusses".

Die Erhebung der Embryonalanlage aus der flächenhaften Ausbreitung ist nunmehr auch im Bereich der vordersten Urwirbel deutlich geworden, so dass dieselben mit ihrem länglichen Durchmesser nunmehr dorsoventral gestellt sind. Die hintersten Urwirbel liegen noch in der Fläche, und ihr längster Durchmesser verläuft transversal. Die Zahl der Urwirbel beträgt 28. Am Kopfe ist die Trennung der drei Gehirnabschnitte noch deutlicher geworden. Die Vorderhirnanlage nebst den seitlich anliegenden Augenblasenanlagen bietet ausser der Grössenzunahme nichts Besonderes gegenüber dem früheren Stadium. In der Mittelhirngegend ist die Anlage des Mittelhirns von dem Kieferwulst deutlich abgegrenzt durch eine dunklere Linie. Derselbe erscheint nunmehr ebenfalls als eine deutlich abgegrenzte Hervor-

ragung, doch ist seine Grenze gegen die Dotterhaut noch immer nur sehr wenig scharf.

Der Hyoidwulst und die Anlage des ersten Kiemenbogens erscheinen etwas kugeliger und kleiner und näher aneinander gerückt, als es auf Stadium IX der Fall ist. Die Anlage der ersten Kiemenspalte ist dadurch mehr spaltförmig geworden, während sie auf den jüngeren Stadien als flache Grube in die Erscheinung tritt.

Das Gehörbläschen, dessen Höhlung deutlicher geworden ist nach hinten gerückt; es liegt zum grössten Theil dorsal von der ersten Kiemenspalte, was theils durch die Vergrösserung des Gehörbläschens nach hinten, theils durch die Verschiebung der Kiemenbogenanlagen nach vorne und medianwärts bedingt ist.

Das Hinterhirn hebt sich als rundlicher Strang von den seitlich gelegenen Organen ab. In der Medianlinie desselben tritt eine dunkle Linie auf, welche nach vorne sich in das Mittelhirn nach hinten noch eine Strecke weit in das Nachhirn erstreckt. Dieselbe war auch am vorigen Stadium schon in geringem Maasse zu sehen und ist der erste Ausdruck des in der Entstehung begriffenen Centralkanales.

Von der Mitte des Kieferwulstes erscheint seitlich neben dem Hyoidwulst und der Kiemenbogenanlage bis zum dritten Urwirbel hin die Pericardialhöhle als eine hellere seitlich von einer flachen Bogenlinie begrenzte Stelle.

Die Nachhirnanlage und das vordere Ende der Rückenmarksanlage liegen in der Gegend der vordersten Urwirbel beträchtlich höher als letztere und sind durch eine scharfe Furche von denselben getrennt. Diese Erhebung und Abgrenzung wird nach dem hinteren Körperende allmählich immer geringer, und am hinteren Ende gehen beide Anlagen in die äusserlich ungegliederte Masse des Knopfes über.

Die Grösse der Urwirbel untereinander ist verschieden; die vorderen Urwirbel sind grösser in Bezug auf den craniocaudalen Durchmesser. Die Urwirbelhöhlen erscheinen hier zum ersten Male als dunklere den Urwirbelgrenzen parallele Linien im Innern jedes Urwirbels, was bei Profilbetrachtung besonders deutlich hervortritt (vgl. Fig. 11a).

Hinter dem Knopfe liegt das auf eine nadelspitzgrosse Oeffnung verkleinerte Dotterloch umgeben von dem in Folge der

Zusammenschiebung des Zellen-Materiales verdickten Randring. Das hintere Ende des Embryos (der Knopf) beginnt durch seitliche Furchen sich von der Dotterhaut abzugrenzen.

Die Zahl der Urwirbel bei Dotterlochschluss schwankt zwischen 18 und 28, nach Henneguy's Angaben zwischen 18 und 26, die Form und Grösse des Dotterloches und seine Lage in Bezug auf das hintere Ende der Embryonalanlage ist ebenfalls grossen Schwankungen unterworfen, worauf auch schon v. Kupffer (8, pag. 34) hingewiesen hat. Neben kleinen dicht hinter dem Knopf gelegenen punktförmigen Oeffnungen, welche durch gleichmässige concentrische oder excentrische Zusammenziehung des Randringes gebildet werden, findet man spaltförmige und birnförmige Formen, deren Entstehung durch ein ungleichmässiges Vorrücken der einzelnen Theile des Randringes erklärt werden muss.

Henneguy's Figur 59 ist das Stadium bei Dotterlochschluss. Von demselben gilt im grossen und ganzen das über die Figur 58 ausgesprochene Urtheil, dass zwar viele Einzelheiten, welche wir feststellen konnten, fehlen, die wesentlichsten Reliefs aber in den Verhältnissen richtig, wenngleich sehr schematisch behandelt wiedergegeben sind. Zu stark vorspringend ist vor allem der innere Theil des Randringes, welcher sich auch niemals so scharf, wie er bei Henneguy gezeichnet ist, von den benachbarten Theilen der Keimhaut abgrenzt, sondern ganz allmählich in dieselbe übergeht.

Stadium XI (Taf. XI, Fig. 11 u. Fig. 11 a).

Das Dotterloch ist nunmehr vollkommen verschwunden. Das hintere Ende der Embryonalanlage fängt an sich von der Dotterhaut frei zu machen, indem es einmal in die Länge wächst und indem durch die Vertiefung der seitlichen Furchen auch hier die ventrale Vereinigung der vorher in die Fläche ausgebreiteten Seitentheile erstrebt wird. Doch ragt das hintere Ende noch nicht frei über den Dotter heraus, was übrigens sogar an einen Tag älteren Embryonen noch nicht der Fall ist.

Was nun die Differenzirungen der einzelnen Organe anbetrifft, so liegen die Augenblasen zu zwei Drittel über dem Niveau der Dotterhaut und zeigen in der Gegend der Linsenanlage eine verhältnissmässig grosse rundliche Vertiefung.

Die Mittelhirnanlage sowie der Kieferbogen sind bedeutend verbreitert.

Am Hinternhirn tritt auf diesem Stadium eine nach kurzer Zeit wieder verschwindende Theilung in fünf deutlich von einander durch quere Furchen abgegrenzte und hinter einander gelegene gleich grosse Stücke auf.

Der Centralkanal zeigt an der Mittelhirnhinterhirn-Grenze einen linken und rechten queren Ausläufer.

Das Gehörbläschen liegt nunmehr vollständig über der ersten Kiemenspalte und ist in Folge Ausbildung eines weiten Lumens sehr gross geworden und mit seinem caudalen Theil ventral geneigt (siehe Figur 11a).

Im Bereiche der Hinterhirn- und Nachhirnanlage hat sich das Dach des Rautenhirns als ein dünnes durchsichtiges Häutchen erhohen, durch welches die darunter liegenden Theile mit grosser Deutlichkeit erkannt werden können.

Die Pericardialhöhle, welche auf dem vorhergehenden Stadium zuerst auftrat hat sich nach der Seite hin weiter ausgedehnt und ist blasiger geworden.

Das Rückenmark wiederholt an den einzelnen Stellen des Embryo die am vorigen Stadium beschriebene Gestaltung. Während es sich in den vorderen Theilen deutlich abhebt von der Urwirbelzone, lässt es sich am hinteren Körperende schliesslich nicht mehr von den seitlichen Mesodermmassen abgrenzen. Die Zahl der Urwirbel beträgt 33 an der Figur 11, Tafel XI. Die Grössen-Unterschiede zwischen den vorderen und hinteren Urwirbeln sind noch mehr in die Augen fallend als beim Stadium XI. An den mittleren (6—30) ist schon eine Sonderung in dorsale und ventrale Abschnitte eingetreten.

Der Vornierengang ist in der Tiefe zu erkennen, namentlich bei Betrachtung der Embryonalanlage von der Seite her.

Stadium XII (Taf. XI, Fig. 12 u. 12 a).

Bei dem Vergleiche mit dem vorhergehenden Stadium fällt vor allem die beträchtliche Grössen-Zunahme des Kopfes auf. Dieselbe ist in erster Linie bedingt durch die Ausbildung der Hirnhöhlen, welche auf dem vorigen Stadium nur in Gestalt enger Spalten vorhanden waren. Am deutlichsten ist diese Erscheinung am Hinterhirne. — Aus dem spaltförmigen in der

Medianlinie desselben verlaufenden Spalt, welcher den vierten Ventrikel auf dem vorhergehenden Stadium bildete, ist eine geräumige Höhle geworden und zwar ist der Process derart vor sich gegangen, dass die Seitenhälften des Hinterhirns gewissermaassen wie Blätter eines Buches auseinandergeklappt werden und nunmehr den Boden des vierten Ventrikels bilden, wobei die ventralen Abschnitte desselben in der Mittellinie mit einander in Verbindung bleiben, indess die dorsalen Kanten der Seitenhälften durch das dünne durchsichtige Dach des vierten Ventrikels mit einander verbunden werden. Dieses Auseinanderweichen erstreckt sich auch noch auf das Nachhirn, so dass wir nunmehr Hinterhirn und Nachhirn mit dem von His dafür eingeführten Namen als Rautenhirn bezeichnen können, doch ist die Abgrenzung der beiden Abschnitte desselben durch eine transversal verlaufende Furche bezeichnet. Die Bodenplatten des Hinterhirns beschreiben ausserdem noch — wie man am besten bei der Profil-Ansicht Tafel XI, Fig. 12a sieht — einen flachen Bogen, unter dessen höchster Stelle das Gehörbläschen liegt.

Auch das Mittelhirn hat eine bedeutende Verbreiterung erfahren namentlich in seinem hinteren Theile. Es erscheint bei Ober-Ansicht in Gestalt zweier birnförmiger Körper, welche mit ihrem breiten Ende nach hinten gerichtet sind, indess die dünneren vorderen Enden ohne Grenze in das zwischen den Augen-Anlagen befindliche Vorderhirn übergehen. Die Volumenzunahme erfolgt hier nicht so sehr durch eine beträchtliche Ausbildung der Hirnhöhle wie beim Hinterhirn als vielmehr in der Zellvermehrung der Wände dieses Hirnabschnittes.

Die Grenze zwischen Mittelhirn und Hinterhirn wird von einer tiefen Furche gebildet der Kleinhirn-Mittelhirnfurche, hinter welcher sich die vordere Wand des Rautenhirns befindet.

Es muss hervorgehoben werden, dass nach den obigen Auseinandersetzungen die Bildung der Kleinhirn-Mittelhirn-Furche nicht als ein Einfaltungsprocess an der Wand des Hirnrohrs aufzufassen ist, wie es Schaper (10) beschreibt, sondern dass die Verbreiterung der Mittelhirn- und der Hinterhirn-Anlagen zur Entstehung der Falte führt, welche übrigens, wie Schnitte lehren, schon sehr früh angelegt ist.

Ausser diesen Volumens-Veränderungen der einzelnen Hirnabschnitte ist die veränderte Lage derselben zu den benach-

harten Organen hervorzuheben. Die Kleinhirn-Mittelhirn-Grenze liegt in der Höhe des ersten Visceralbogens, woraus sich ergiebt, dass eine Verschiebung des Mittel- und Hinterhirns nach vorne stattgefunden hat, welche ziemlich beträchtlich ist, da ja auch die Kiemenbogenanlagen nach vorne wachsen.

Von den Visceralbogen ist der vierte gebildet; der fünfte beginnt sich von der ungegliederten Mesodermmasse zwischen erstem Urwirbel und der zuletzt gebildeten Kiemenbogen-Anlage abzugliedern.

Das Gehörbläschen liegt über der dritten und vierten Kiemenbogen-Anlage.

Der Rumpf hat bedeutend an Länge zugenommen dadurch, dass das hintere Körperende ein beträchtliches Stück frei über den Dottersack hervorragt. In der Mittellinie des Rumpfes verläuft dorsal und ventral der einheitliche Flossensaum, welcher an der Mittelhirn-Nachhirn-Grenze beginnend bis zur Schwanspitze verläuft und sich um dieselbe herum auf die ventrale Seite begiebt und dort mit dem etwas höheren ventralen Flossensaum zusammentrifft. Letzterer ist am Dottersack noch mit breiter Fläche ungefähr in der Höhe des 37. Urwirbels befestigt, verschmälert sich aber nach hinten sehr schnell und wird zu einer dünnen in der Medianlinie befindlichen Lamelle.

Die Zahl der Urwirbel beträgt (in der Zeichnung) 47. Von diesen sind die vordersten sechs, vor denen das schon vorher erwähnte urwirbelartig begrenzte Stück des Kopfmesoderms liegt, breiter als die nachfolgenden. Die ventralen Abschnitte derselben sind nicht deutlich zu erkennen. Auch der siebente Urwirbel ist noch etwas grösser als die übrigen. An den mittleren Urwirbeln ist die Sonderung der dorsalen und ventralen Abschnitte und die Knickung derselben in einem caudal offenen stumpfen Winkel deutlich ausgeprägt (Tafel XI, Fig. 12a). An den letzten (gezeichneten) 4 Urwirbeln ist die Sonderung in die dorsalen und ventralen Abschnitte noch nicht eingetreten. Der Abstand der letzten äusserlich noch sichtbaren Urwirbel vom hinteren Ende des Embryos ist gleich der Breite von elf Urwirbeln. Das hintere Ende des Rumpfes ist knopfartig verbreitert, wird aber nach vorne wieder schmaler.

Mitunter erscheint auch schon die Anlage der vorderen Extremität als ein flaches längliches Hügelchen seitlich und annähernd parallel dem Rumpfe in der Höhe der sechs ersten Urwirbel.

Das schon auf den früheren Stadien beschriebene Coelom lässt sich ungefähr bis zur Mitte des Rumpfes nach hinten hin verfolgen; die hintere Abgrenzung desselben ist undeutlich, eine scharfe Grenze ist nicht vorhanden.

Stadium XIII (Taf. XI, Fig. 13 u. Fig. 13 a).

Auf diesem Stadium tritt neu auf jederseits in der Höhe der ersten Urwirbel ein nach vorne hin scharf begrenzter heller Streifen, welcher vom Embryo ausgehend sich auf dem Dottersack verliert. Es ist die Anlage der linken und rechten Dottersackvene.

Die beim vergangenen Stadium ausführlich beschriebene Vergrösserung und Ausbildung der Hirnhöhlen ist weiter fortgeschritten, indem auch die Seitentheile des Mittelhirns seitlich umgeklappt sind und ein geräumiger Ventrikel entstanden ist. Der vierte Ventrikel ist grösser geworden und dehnt sich weiter nach hinten hin aus. Am Boden desselben tritt die beim Stadium XI so deutliche auf der Zeichnung des Stadiums XII nicht angegebene Gliederung in fünf gleich grosse Stücke wieder hervor. Die vordere Wand des vierten Ventrikels, welche steil abfällt, hat sich verdickt, sie stellt die Kleinhirnanlage vor.

Die Augenanlage ist fast vollständig über das Niveau des Dottersackes erhoben.

Die Anlage der vorderen Extremität ist namentlich am Profilbilde sehr gut zu erkennen als ein bis zu der Höhe der Grenze der dorsalen und ventralen Urwirbelstücke reichendes Hügelchen.

Die Kiemenbogenanlagen sind schräg nach vorne und ventral gewachsen, so dass die Kiemenspalten in schräger Richtung von hinten oben aussen nach unten vorne medial verlaufen.

Ueber den Flossensaum ist der beim vorhergehenden Stadium gegebenen Beschreibung nichts Neues hinzuzufügen. Bei den letzten Urwirbeln ist ebenfalls die Sonderung in dorsale und ventrale Stücke noch nicht eingetreten.

Von diesem Stadium ab wird der Kopf des Embryos im Verhältnisse zum übrigen Körper ausserordentlich gross und bietet wegen der eintretenden Undurchsichtigkeit der Haut und der Stützsubstanz wenig günstige Anhaltspunkte für die Unterscheidung der einzelnen Stadien dar. Als Anhaltspunkte für eine solche Bestimmung kann von jetzt an dienen der Grad der Abhebung des Kopfes vom Dottersack und die Bildung des

Mundes, welche mit der ventralen Vereinigung der Hyoidbogen und Kieferbogen erfolgt. Daneben ist es die Ausbildung der paarigen und unpaarigen Flossen sowie die Ausbreitung des Gefässhofes auf dem Dottersack, welche mit Vortheil zur Charakterisirung der älteren Stadien verwendet werden können. Ueber diese werde ich ein anderes Mal berichten.

Literaturverzeichniss.

1. Calberla, E., Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877, pag. 226—270, Tafel XII, XIII.
2. Goette, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. II. Ueber die Entwicklung des Centralnervensystems der Teleostier. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. XV, 1878, pag. 139—199, Tafel VII—X.
3. Goronowitsch, N., Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885, pag. 376—445, Tafel XVIII—XXI.
4. Henneguy, F., Recherches sur le Dévelopment des poissons osseux. Embryogénie de la Truite. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, XXIV Année. 1888, pag. 413—502, 525—617, Tafel XVIII—XXI.
5. His, W., Untersuchung über die Entwicklung von Knochenfischen, besonders über diejenige des Salms. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. I, 1876, pag. 1—40.
6. Kollmann, J., Gemeinsame Eutwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1885, pag. 279 bis 306, Taf. XII.
7. Kopsch, Fr., Oberflächenbilder des sich entwickelnden Forellenkeimes. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft, 1894, pag. 60—66.
8. v. Kupffer, C., Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1882, pag. 1—28 und pag. 139—156; Taf. I—IV u. VIII—IX 1884, pag. 1—41, Tafel I, II.
9. Oellacher, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforellenei. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXIII, 1873, pag. 1—115, Tafel I—IV.
10. Schaper, A., Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894, pag. 625—708, Tafel XVIII—XXI.

11. Virchow, H., Ueber das Dottersyncytium und den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft, 1894, pag. 66—77.
12. Ziegler, H. E., Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Inaugural-Dissertation, Freiburg i. Br., 1882.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X u. XI.

Sämmtliche Abbildungen sind bei derselben Vergrösserung gezeichnet worden unter genauer Innehaltung der an den Photographien und auf mikrometrischem Wege gewonnenen Maasse, so dass die Abbildungen direkt zur Abnahme von Maassen benutzt werden können.

Fig. 1. Stadium I. Oberansicht der Keimscheibe. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 1a. Dieselbe Keimscheibe auf der Dotterkugel liegend im Profil. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 2. Stadium II. Oberansicht der Keimscheibe. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 2a. Profilansicht derselben auf dem Dotter liegenden Keimscheibe. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 3. Stadium III. Oberansicht der Keimscheibe. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 3a. Profilansicht derselben auf dem Dotter liegenden Keimscheibe. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 4. Stadium IV. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 5. Stadium V. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 6. Stadium VI. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 7. Stadium VII. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 8. Stadium VIII. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 8a. Profilansicht derselben Embryonalanlage, welche in ihrer natürlichen Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend dargestellt ist. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 9. Stadium 9. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 9a. Profilansicht derselben Embryonalanlage in natürlicher Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 10. Stadium X. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 10a. Profilansicht derselben Embryonalanlage in natürlicher Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 11. Stadium XI. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 11a. Profilansicht derselben Embryonalanlage in natürlicher Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 12. Stadium XII. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.
Fig. 12a. Profilansicht derselben Embryonalanlage in natürlicher Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend. — Das hintere Stück des Embryo ist etwas mehr von der Ober-

fläche des Dottersackes entfernt, als es innerhalb der Schale der Fall ist.

Fig. 13. Stadium XIII. Oberansicht. Vergr. $^{20}/_{1}$.

Fig. 13a. Profilansicht derselben Embryonalanlage in natürlicher Stellung zum Horizonte auf der Dotterkugel liegend. — Das hintere Stück des Embryo ist etwas mehr von der Oberfläche des Dottersackes entfernt, als es innerhalb der Schale der Fall ist.

Notiz zu dem Aufsatze O. Frankl's: Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches.

Von

M. Nussbaum.

Unter Anderen ist auch O. Frankl[1]) meine Abhandlung: „Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, fünfte Mittheilung, zur Kenntniss der Nierenorgane" entgangen; da in dem Abschnitt: Vom Bau der Malpighi'schen Körperchen und ihrer Verbindung mit dem Hodennetz" das enthalten ist, was die Frankl'sche Arbeit vermeintlich Neues bringt. Ich will das im Archiv für mikroskopische Anatomie Band 27, pag. 452 u. f. Gesagte nicht wiederholen. Der Zweck dieser Zeilen ist, von Neuem eindringend davor zu warnen, bei anatomischen oder physiologischen Arbeiten die Bedeutung der genauen Specieskenntniss zu unterschätzen. Man kann einfach keine Beschreibung des Frosches liefern; da sich bei sorgfältiger Untersuchung herausstellt, dass Rana platyrrhinus, Rana oxyrrhinus, Rana esculenta, ja sogar die ungarische Varietät der letzteren nicht allein in der äusseren Erscheinung, sondern in der Entwicklung, in der Anlage und in der Structur ihrer Organe durchaus von einander verschieden sind. Ich zeigte dies für die Niere[2]) und die Muskeln[3]) und betonte besonders bei der Beschreibung

1) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 63, pag. 23.

2) D. Arch. Bd. XXVII.

3) Verhandl. d. anat. Ges., Berlin 1896, pag. 64.

der letzteren, dass es ein Leichtes sei, jede Species Rana schon durch die Betrachtung der oberflächlichen Musculatur des Oberschenkels zu bestimmen.

Da Frankl nur den Frosch untersucht hat, so musste es ihm entgehen, dass die scheinbar widersprechenden Angaben der von ihm citirten Autoren alle richtig, aber deshalb unbrauchbar sind, weil Alle, Frankl eingeschlossen, nur vom Frosch reden. Dabei hat, wie ich zeigen konnte (l. c. pag. 457), der Eine Rana esculenta, der Andere Rana fusca untersucht, ohne aber die untersuchte Species selbst zu nennen. Keiner wusste, dass die Nieren der Frosch-Species verschieden seien, auch Frankl nicht.

Unter den Autoren, die auf diese Weise vom Frosch die widersprechendsten Angaben machen, giebt es Anatomen, Zoologen und Physiologen. Freilich sollte man vom Zoologen in erster Linie eine hinreichende Würdigung der Speciesunterschiede erwarten; aber auch die mit anderen Methoden Arbeitenden dürfen sie nicht vernachlässigen.

Dieser Stand der Dinge veranlasst mich schliesslich zu einer weiteren Bemerkung.

Meine Arbeiten über die Niere enthalten Entdeckungen zur Physiologie, Entwicklung und vergleichenden Anatomie, die Histologie einbegriffen. Man hat meine Entdeckungen bestätigt, mich aber vergessen; weil alle neueren Untersuchungen, die sich mit der Förderung unserer Kenntnisse der Nierenorgane befassen, specialistisch sind. Der Embryologe untersucht die Entwicklung; der Physiologe die Function; der Anatom beschreibt die fertige Form. Alle werden in der Technik virtuos; finden aber selten Zeit, eine umfassende Kenntniss ihres eigensten Gebietes sich anzueignen. Ich verstehe es, dass meine Methode nicht recht dem Zeitgeist entspricht. Man kann ja über die Art zu arbeiten verschiedener Meinung sein. Ich will die Virtuosität nicht bekämpfen. Grade die Einseitigkeit ist in vielen Fällen zur Lösung schwieriger Probleme unbedingt nöthig. Man soll aber auch nicht vergessen, dass ohne gleichzeitige Kenntniss vom Bau, von der Entwicklung und der Thätigkeit der Organe auf keinem Gebiete der Biologie ein wahrer Fortschritt möglich ist.

(Aus dem Anatomischen Institut zu Tübingen.)

Untersuchungen über Spermatogenese.

Von

M. v. Lenhossék in Tübingen.

Hierzu Tafel XII, XIII, XIV u. 1 Textfigur.

„Unsere Kenntnisse über den Ausreifungsprocess der Spermatozoen sind noch weit davon entfernt, vollständig abgeschlossen zu sein", sagt F. Hermann im Jahre 1893 (s. Literatur, 1893, S. 218), und die Sachlage ist seitdem, trotz des Erscheinens bemerkenswerther, ja grundlegender Arbeiten über unser Thema, keine andere geworden. Eine Wiederaufnahme des hochinteressanten, auch für die grossen Fragen der Befruchtung bedeutungsvollen Gegenstandes schien daher vollauf gerechtfertigt, umsomehr als die histologische Technik seit den letzten einschlägigen Arbeiten wieder einige nicht unwesentliche Fortschritte zu verzeichnen hat. Ich habe hier in erster Reihe die M. Heidenhain'sche Eisenhämatoxylinmethode im Auge; es schien mir Aussicht vorhanden zu sein, durch Anwendung dieses Verfahrens wieder etwas mehr von den Einzelheiten des verwickelten Vorganges in Erfahrung bringen zu können, als es bei der bis vor Kurzem verfügbaren Technik möglich war. Noch ein Zweites kam hinzu. Durch die neuen Forschungen über Centrosom und Befruchtung ist in die alte Frage der Spermatogenese ein völlig neues Moment hineingetragen worden, das eine gänzlich neue Fragestellung, fast möchte man sagen eine „Umwerthung aller Werthe" zur Folge haben musste. Die Fragen: wo liegt das Centrosom im Spermatozoon? welchen Antheil nimmt es bei dessen Bildung? — Fragen, die sich die Forscher auf diesem Gebiet noch vor zehn Jahren nicht träumen liessen — sind jetzt zu Hauptproblemen geworden. Vom Standpunkte dieser Fragen aus konnte man trotz der vorhandenen grossen Literatur ganz unbefangen an eine Neubearbeitung des Gegenstandes herantreten.

Diese beiden Momente also, die Fortschritte der Technik

und die neuen Fragestellungen waren die Hauptveranlassung, dass ich mich seit dem Herbst des vorigen Jahres (1896) dem schwierigen Thema „Spermatogenese“ widmete. Mit grossem Eifer warf ich mich zunächst auf die Untersuchung des Hodens verschiedener Säugethierspecies (Mensch, Katze, Ziegenbock, Kaninchen, Ratte, Igel, Maulwurf); indessen ward meinem Streben nach möglichst „breiter Forschungsgrundlage“ bald ein Riegel vorgeschoben durch die Erkenntniss der ausserordentlichen Complikation des Gegenstandes. Als es mir klar wurde, dass, wenn auch nicht in principiellen Punkten, so doch in vielen Einzelheiten die Sache bei den verschiedenen Säugern etwas anders liege, als immer wieder die Anfertigung neuer Präparate, nach verschiedenen Methoden behandelt, nöthig wurde, musste die Hoffnung schwinden, auf diesem Wege in absehbarer Zeit überhaupt zum Ziele zu kommen, und so sah ich mich denn genöthigt, mich auf den Hoden eines einzigen Thieres zu beschränken.

Ich wählte hierzu die Ratte. Der Grund dieser Wahl lag für mich vor allem in der leichten Verschaffbarkeit dieses Objectes, andererseits in dem Umstande, dass von den Hoden aller Wirbelthiere gerade der Rattenhoden am häufigsten untersucht worden ist; bei dieser Wahl schien mir daher ein Anschluss an schon gethane Arbeit am ehesten möglich, die Gefahr, meine Zeit durch Verweilen bei secundären Vorfragen zu verzetteln, am meisten ausgeschlossen zu sein. Dass der Rattenhoden für die Untersuchung ein so einzig günstiges Object darstelle, ein Lob, das ihm viele Forscher spenden, kann ich nicht ohne weiteres unterschreiben; ich sehe nicht ein, inwiefern er ein besseres Object sein soll, als der Hoden anderer Säugethiere; ja was die Grösse seiner Elemente betrifft, scheint er mir sogar hinter dem Hoden der Katze zurückzustehen. Aber wie gesagt, jene zwei Gesichtspunkte waren für mich ausschlaggebend und sie werden dem Rattenhoden wohl auch künftighin manche Bearbeiter zuführen.

Ich will hier noch bemerken, dass meine Untersuchungen schon im März dieses Jahres (1897) abgeschlossen waren, und dass ich alle im Nachfolgenden mitzutheilenden Ergebnisse bereits in einer vorläufigen Mittheilung kurz veröffentlicht habe, die unter dem Titel: „Ueber Spermatogenese bei Säugethieren“ Anfangs April hier in Tübingen erschien und gleich nach ihrem Erscheinen an zahlreiche Fachgenossen versandt wurde.

Technik.

Von Fixirungsflüssigkeiten wandte ich vor allem mit gutem Erfolg das Sublimat an. Freilich habe ich damit diese guten Erfolge nicht gleich zu Anfang erzielt; es dauerte ziemlich lange, bis sich die richtige Art und Weise der Anwendung dieses Mittels herausstellte. M. Heidenhain sagt (1896, S. 11): „Sublimat taugt übrigens bei Weitem nicht für alles: noch nie habe ich einen Hoden mit diesem Mittel auch nur annähernd gut conserviren können.“ Dieser Ausspruch deckt sich vollkommen mit meinen eigenen Erfahrungen, soweit es sich um die herkömmliche Anwendungsweise des Mittels handelt. Anders stellt sich aber die Sache, wenn man das Sublimat in einer besonders energischen Weise zur Anwendung bringt. Das von mir ausprobirte Verfahren besteht im Folgenden. Zunächst muss man auf den von Hermann (1893, S. 220) besonders hoch, ja entschieden zu hoch angeschlagenen Vortheil verzichten, den Hoden im Ganzen zu fixiren. Das Sublimat dringt durch die Albuginea nur unvollkommen ein, und auch das Einspritzen von Sublimat in das Hodengewebe führt zu keinem Ziele, da das Quantum, das man einspritzen kann, nicht ausreicht, um die Elemente gehörig zu fixiren. Wenn ich auch Hermann einräume, dass es zum Zwecke einer tadellosen Fixirung des Situs der Elemente sicherer ist, eine Methode anzuwenden, bei der der Hoden nicht zerschnitten zu werden braucht, so muss ich doch sagen, dass man auch bei der anderen Methode oft sehr schöne Bilder erhält, an denen man die Elemente vollkommen in ihrem normalen festen Zusammenschluss vor sich hat. Liegt aber auch eine geringe Auflockerung der Zellschichten vor, so hat dies für das Studium der einzelnen Elemente nichts zu bedeuten; ich muss es entschieden bestreiten, dass durch diese kleinen Lageverschiebungen die Elemente so arg mitgenommen werden sollten, wie es Hermann hinstellt. — Man zerschneidet also den Rattenhoden vorsichtig mit dem Rasiermesser in 3—4 Stücke und lässt diese in ein grösseres Schälchen mit concentrirter Sublimatlösung (in 0,50 %igem Kochsalz gelöst) fallen, die schon vorher auf eine Temperatur von etwa 35° C. erwärmt worden ist. Darin bleiben die Stücke mindestens 24 Stunden, während welcher Zeit das Ganze immer auf der gleichen Temperatur erhalten

bleiben muss. Ich habe dies gewöhnlich in der Weise bewerkstelligt, dass ich das Schälchen auf dem Paraffinofen stehen liess, dessen Aussenseite bei der gewöhnlichen, zur Einbettung benützten Erwärmung ungefähr diese Temperatur aufweist. Die Stücke werden bei dieser Behandlung ganz hart, oft geradezu steinhart, womit freilich der Uebelstand einhergeht, dass das Anfertigen von grösseren, dünnen Schnitten nachher oft auf Schwierigkeiten stösst. Man kann diesen Schwierigkeiten dadurch theilweise begegnen, dass man zur Entwässerung vor der Einbettung nicht absoluten, sondern nur 96 %igen Alkohol nimmt; wahrscheinlich thut es auch ein noch schwächerer Alkohol. Der Bildung von Sublimatniederschlägen in den Geweben habe ich zum Theile schon dadurch vorgebeugt, dass ich die Stücke aus dem Sublimat direkt auf eine Stunde in eine weingelbe Lösung von Jodtinctur in 50 %igem Alkohol brachte, die vorher ebenfalls auf die genannte Temperatur erwärmt worden war. Die Nachhärtung in Alkohol erfordert nur 2—3 Tage.

Die 5 μ dicken Schnitte wurden nach der Eiweisswassermethode[1]) aufgeklebt und auf mehrere Stunden wieder in eine weingelbe alkoholische Jodlösung verbracht, wodurch auch die letzten Spuren von Sublimatniederschlägen in Lösung übergehen.

Die Hermann'sche und Flemming'sche Lösung lassen die Behandlung des Hodens in toto zu. Man verfährt hierbei am besten in der Weise, dass man von der betreffenden Flüssigkeit ungefähr eine Pravazspritze voll in das Parenchym des noch in seinen Hüllen liegenden Hodens injicirt und dann den Hoden in die Flüssigkeit hineinwirft. Gewöhnlich ist das Hodengewebe schon nach einer halben Stunde soweit erstarrt, dass man nun einen Einschnitt wagen darf, ohne eine Verschiebung der Kanälchen befürchten zu müssen. Nach einer weiteren Viertelstunde kann man den Hoden in mehrere Stücke theilen, doch ist dies beim Rattenhoden nicht unbedingt nothwendig, da die Lösung schon nach dem ersten Einschnitt oder Durchschnitt wegen der sehr lockeren Beschaffenheit des Zwischengewebes

1) Diese Methode hat vor der Gulland'schen einfachen Wassermethode den Vortheil, dass sie ein Universalverfahren ist, d. h. bei allen möglichen Fixirungen gleich sicher funktionirt. Hier ist wirklich eine weitere Vervollkommnung kaum mehr denkbar.

das ganze Hodenparenchym leicht durchdringt, wenn auch die Intensität der Einwirkung an der Schnittfläche immer am grössten ist. Aber ich habe bei der Hermann'schen Methode die Wahrnehmung gemacht, dass man die besten Bilder gerade nicht von der Oberfläche her bekommt, wo das Mittel, und besonders der Osmiumantheil darin, in voller Stärke zur Wirksamkeit gelangt ist, sondern aus etwas tieferen Schichten.

Ein vortreffliches Mittel zur Fixirung des Hodens habe ich in einem Gemisch von Sublimat, Alkohol und Eisessig gefunden, mit etwas anderem Verhältniss dieser Stoffe als in vom Rath's (1896, S. 287) aus den gleichen Bestandtheilen zusammengesetzter Lösung. Meine Formel lautet:

Sublimat conc. = 75 ccm.
Alcohol abs. = 25 „
Eisessig = 5 „

Es ist dies die beste von den verschiedenen Combinationen, die ich noch durchprobirte und deren Aufzählung hier keinen Zweck hätte. Man lässt dieses Gemisch auf den in mehrere Stücke getheilten Hoden einen Tag lang einwirken, auch bei einer Temperatur von 30—35° C. Besonders schön treten bei dieser Fixirung, offenbar durch die Essigsäureeinwirkung, die Faserbildungen in den Mitosen hervor: die Fasern der Spindel sowohl wie die der Polstrahlung. Für die Darstellung der ruhenden Kerne fand ich diese Methode allerdings nicht besonders günstig; in dieser Hinsicht hat mir das Sublimat, in der angegebenen Weise angewendet, die besten Bilder gegeben.

Von Färbungen diente als Hauptverfahren die Eisenhämatoxylinfärbung, immer in Verbindung mit einer leichten Erythrosin-Nachfärbung; die Bilder, die diese Doppelfärbung giebt, sind vielleicht die schönsten, die die heutige Histologie überhaupt liefern kann. Der Hauptwerth des Eisenhämatoxylinverfahrens in seiner Anwendung auf das Studium der Spermatogenese liegt einerseits darin, dass es das Centrosom in allen Zellen des Samenkanälchens (mit Ausnahme der Fusszellen) zur Ansicht zu bringen geeignet ist, andererseits darin, dass es auch den Axenfaden von dem ersten Augenblick seines Auftretens an mit der grössten Schärfe als feines schwarzes Fädchen verfolgen lässt. — Lehrreiche Anschauungen verdanke ich auch der Flemming'schen Dreifachfärbung; das Centrosom vermochte ich zwar damit nie-

mals in ganz befriedigender Weise darzustellen, was ich durchaus nur meiner eigenen Ungeübtheit in der Handhabung der wie es scheint heiklen Methode zuschreibe; aber in anderer Beziehung hat sich die Methode sehr bewährt.

Wunderschöne Bilder erhält man durch die Combination einer Hämalaun- und Erythrosinfärbung, besonders an Objecten, die mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixirt worden sind. Man lässt die aufgeklebten dünnen Schnitte 1—2 Tage in dem P. Mayer'schen Hämalaun liegen und färbt dann leicht in Erythrosin nach. Besonders werthvoll ist diese Methode zur Darstellung der „Sphäre"; auch für die Mitosen ist sie gut. Gute Dienste hat mir schliesslich eine reine Magentarothfärbung geleistet, besonders an Objecten, zu deren Fixirung folgendes Gemisch benutzt worden war:

Sublimat conc. = 50 ccm.
Platinchlorid 1% = 50 „
Eisessig = 5 „

Es ist mir öfters gelungen, mit dieser Färbung die Centrosomen an den Spindelpolen, sowie auch die in den Zwischenzellen des Hodens darzustellen. Ich kann die Färbung ferner empfehlen zum Studium der merkwürdigen Veränderungen, die die „Sphäre" in den Spermatiden erfährt.

Die Untersuchung wurde ausschliesslich mit Hülfe des Zeiss'schen Apochromaten 2,0 mm Apert. 1,30 vorgenommen. Auch an hellen Tagen erwies sich die Benutzung künstlichen Lichtes (Auerbrenner mit Sammellinse und blauem Glas zwischen Lichtquelle und Mikroskop) bei den starken Vergrösserungen, mit denen ich arbeitete, als unentbehrlich. Bei den Zeichnungen konnte ein Zeichenapparat nicht benutzt werden, da die Umrisse, die man damit von den verhältnissmässig kleinen Zellen erhalten konnte, nicht gross genug waren, um alle die feinen Einzelheiten, auf die es bei dieser Untersuchung ankam, in sie eintragen zu können. Es ist also die jeweilige Grösse einer Zeichnung nicht etwa als der Ausdruck der realen Vergrösserung aufzufassen; auch muss ich bemerken, dass es mir nicht immer gelungen ist, in den Zeichnungen das richtige gegenseitige Grössenverhältniss der einzelnen Elemente zu treffen.

Topographische Uebersicht.

Untersucht man den in Thätigkeit befindlichen Hoden eines Säugethieres, so wird man bekanntlich schon an einem einzigen Schnitte, sofern er eine gewisse Anzahl von Samenkanälchendurchschnitten umfasst, alle Stadien der Spermatogenese nebeneinander auffinden können. Der ganze Vorgang der Spermatogenese, der aus einer Anzahl vorbereitender „Reifetheilungen" und aus der Umwandlung der letzten Zellgeneration zu Samenfäden besteht, schiebt sich nach Art einer Welle über die Längsausdehnung des Samenkanälchens fort. Bei der Ratte kennen wir auch die Wellenlänge, d. h. die Länge der Strecke, an deren Endpunkten sich die ersten und letzten Stadien der Spermatogenese finden; sie beträgt nach den mühsamen und zuverlässigen Untersuchungen v. Ebner's (1888, S. 283) durchschnittlich 32 mm. Der wellenförmige Bildungsmodus hat, wie Benda (1887, S. 108) mit Recht bemerkt, den Vortheil, dass dadurch die Continuität der Samenbereitung gesichert wird.

So bietet also ein Hodenpräparat dem aufmerksamen Beobachter ein sehr buntes Bild dar, in dem sich wohl Niemand ohne eingehende Beschäftigung mit dem Gegenstande wirklich zurechtfinden wird. Viele Jahre sind verflossen, viele Mühe hat es gekostet, bis man gelernt hat, diese mannigfaltigen Bilder in richtigen Zusammenhang mit einander zu bringen, sie als einzelne Phasen der Spermatogenese in richtiger Reihenfolge mit einander zu verknüpfen. Wenn man sich fragt, wer eigentlich zuerst eine zusammenhängende, übersichtliche, unseren heutigen Vorstellungen entsprechende Darstellung von dem Vorgang der Spermatogenese, natürlich mit Beschränkung auf die gröberen, topographischen Verhältnisse, bei einem Säuger gegeben hat, so kann die Antwort meiner Ansicht nach nicht anders ausfallen, als dass dies H. Brown war (1885). Freilich fusst Brown schon fast in allen Hauptpunkten auf den Vorarbeiten Anderer, namentlich Renson's (1882), aber das Verdienst bleibt ihm gesichert, dass er es war, der sich den ganzen Vorgang in seinem Zusammenhange zuerst, in der Hauptsache wenigstens, in zutreffender und abgerundeter Weise zurecht gelegt hat; auch gehören seine Abbildungen zu den besten der ganzen einschlägigen Literatur. — Viel ausführlicher und mit viel grösserer Genauigkeit finden wir dann

den Vorgang nach seiner topographischen Seite hin behandelt bei späteren Forschern, unter denen Benda (1887) und vor Allen v. Ebner (1888) hervorragen.

v. Ebner hat den ganzen Process bei der Ratte in zwölf Bildern übersichtlich dargestellt und daran das allmähliche Ausreifen der Zellgenerationen erklärt. Da der Vorgang aber ein continuirlicher ist, da alle Zellen sich allmählich fortentwickeln, so wird diese Zahl natürlich auch nur eine relativ geringe Anzahl aus der Continuität der Entwickelung herausgegriffener „Momentbilder" darstellen können. Auf der anderen Seite aber scheint mir für das praktische Bedürfniss der ersten Orientirung die Zahl etwas zu gross zu sein. Ich selbst habe mich am Anfang meiner Studien in der erdrückenden Mannigfaltigkeit der verschiedenen Bilder, in denen ich zuerst rathlos hin- und hermikroskopirte, dadurch zurechtgefunden, dass ich nach den markantesten Bildern, die mir immer wieder entgegengetreten waren, fünf Stadien unterschied, und diese mir durch Nachzeichnen und aufmerksame Analyse genau einzuprägen suchte. Diese fünf „Leitbilder" dürften zur ersten Orientirung in der That auch vollkommen genügen. Sie stellen die auffallendsten, von einander am meisten abweichenden Zellcombinationen dar; an ihnen hat man einen festen Halt, auf sie lassen sich die etwas abweichenden Zwischenformen leicht zurückführen.

Ich habe diese fünf Stadien zu Nutz und Frommen des Lesers auf den Figuren 1—5 zur Ansicht zu bringen gesucht und möchte daran eine kurze Charakteristik der einzelnen Bilder anknüpfen. Es wird sich auf diese Weise wohl auch am leichtesten die Terminologie darlegen lassen, der ich mich zu bedienen gedenke. Sie schliesst sich vollkommen der jetzt allgemein üblichen La Valette St. George'schen an, unter Hinzufügung einzelner kleiner Zusätze.

Fig. 1 stellt wohl das bekannteste von all den Bildern dar, die ein Präparat aus dem Rattenhoden darbietet. Es ist das typische, in den Lehrbüchern bevorzugte Bild, an dem alle Zellkategorien vertreten, an dem die regelmässigen Zellsäulen in ungefähr gleichen Abständen durch die Fortsätze der Sertoli'schen Zellen oder Fusszellen durchsetzt sind. Dies der Grund, warum ich diesem Bilde den Vortritt einräume: sonst könnte man dies nicht rechtfertigen. Denn das Bild bezeichnet weder

den Anfang noch das Ende jener „Welle“; es liegt dem Ende des Cyclus nahe. — Als äussere Begrenzung der Samenkanälchen sehen wir vor allem die Membrana propria; sie stellt sich bei der Ratte als ein dünnes Häutchen dar, das aber trotz seiner Dünne unverkennbar aus mehreren Lamellen zusammengesetzt ist und von Stelle zu Stelle mit platten, auf dem Querschnitte stäbchenförmig erscheinenden Bindegewebskernen versehen ist, die theils auf der äusseren Oberfläche der Membran, theils zwischen ihren Lamellen liegen.

Die erste Lage der Zellauskleidung des Hodenkanälchens setzt sich nun aus zwei Zellgattungen zusammen. Diese sind: 1. die Spermatogonien, kleine, niedrige, der Membran dicht angeschmiegte Zellen, mit wenig Cytoplasma und kleinem, sehr dunklem, stark färbbarem Kern von ovaler, seltener rundlicher Gestalt. Hin und wieder treten uns unter diesen Zellen mitotische Theilungsfiguren entgegen, seltener allerdings in diesem als im nächstfolgenden Bilde. Diese in den Figuren nicht berücksichtigten Theilungen sind klein und deshalb schwer analysirbar, man kann nur soviel feststellen, dass sie sich dem gewöhnlichen Mitosentypus anschliessen; ihre Theilungsachse liegt stets parallel der Kanalwand. Man findet sie bald sporadisch, bald auch zu dreien oder vieren beisammen. 2. Die Sertoli'schen Zellen oder Fusszellen Benda's. Sie liegen in ungefähr gleichen Abständen von einander, 1—3—6 Spermatogonien zwischen sich fassend. Der Kern ist gross, hell, rund oder dreieckig, mit lumenwärts gerichteter, mehr oder weniger ausgezogener Spitze. Sehr charakteristisch ist das grosse, runde, central gelegene Kernkörperchen darin. Der Zellkörper geht durch einen halsartig verdünnten Theil in den Fortsatz über, der, dicht eingezwängt zwischen den Zellsäulen, gegen das Lumen hinzieht und auf diesem Stadium stets schon ein Bündel fast ganz ausgereifter Spermatozoen in sich fasst. Diese Spermatozoen liegen zu 8—9 in einer Fusszelle, oft ganz unten in der Nähe des Kerns, die Spitze ihres hakenförmigen Kopfes nach der Kanalwand gerichtet, ihre Krümmung in der Mehrzahl in gleichem Sinne, nach der einen oder anderen Seite wendend; der Complex ihres vom Kopfe bereits ganz zurückgezogenen Zellkörpers hängt in Form schmaler, länglicher Lappen in das Lumen des Kanals hinein, aber nicht unregelmässig, sondern in der Weise, dass alle Lappen

mit einander eine regelmässige, einwärts durch eine gerade Linie abgegrenzte Schicht bilden. Aus den Lappen ragen noch die schon recht langen Schwänze hervor, auch wieder nicht durcheinandergewirrt, sondern durch ihren parallelen Verlauf eine regelmässige, wirbelartige Zeichnung im Lumen hervorrufend.

Die zweite Schicht wird von einer einzigen Lage bedeutend grösserer, runder oder eckiger, etwas lockerer angeordneter Zellen gebildet, deren Kern sich im Zustande eines mässig dichten Knäuels befindet. Es sind das die Spermatocyten oder Henle'sche Zellen (v. Ebner), speciell jene Entwickelungsstufe dieser Zellgattung, die ich als „kleine Spermatocyten" bezeichnen möchte. Weiter nach innen folgen jetzt, durch die Fusszellenfortsätze wie in Fächer eingeschlossen, in 4—5 Lagen aufgethürmt, die Spermatiden, kleinere, zumeist eckige, oft leicht in die Länge gezogene Zellen mit kleinerem, hellem, rundem Kern, in Präparaten mit tadellosem Situs der Elemente auf das Dichteste zusammengedrängt. In den meisten ist in dieser Phase schon die erste Spur des Achsenfadens wahrnehmbar (auf der Zeichnung nicht berücksichtigt): wir haben es hier also mit den unmittelbaren Bildnern der Samenfäden zu thun.

In Bild 2 tritt uns als Hauptveränderung der Schwund der Fusszellenfortsätze entgegen. Die dadurch frei gewordenen Spermatozoen liegen nun einwärts von den Spermatiden, dicht nebeneinander in Reih und Glied aufgestellt, eine besondere, sehr regelmässige Schichte bildend. Unter dieser Spermatozoenlage folgen aber nicht gleich die Spermatiden, sondern es ist da eine neue, wieder beiderseits ziemlich geradlinig abgegrenzte Lage entstanden, die aus zerfallenem Cytoplasma, aus stark chromatophilen Kugeln verschiedener Grösse und aus Fetttröpfchen, Zerfallsprodukten des Cytoplasmas der Spermatiden und Fusszellenfortsätze besteht (s. darüber genauer bei v. Ebner 1888, S. 266). Der Ausfall der Fusszellenfortsätze hat auf alle die übrigen Schichten etwas modificirend eingewirkt, ihrer Anordnung durchweg einen einfacheren Habitus verleihend. Die Spermatogonien liegen jetzt — obgleich auf sie a priori kaum ein Einfluss durch die veränderte Sachlage anzunehmen wäre — doch etwas regelmässiger nebeneinander, als vorhin; sie bieten geradezu das Bild eines einschichtigen, niedrigen Epithels dar, das sich gegen die

nächste Schichte fast geradlinig abgrenzt. Die Fusszellen haben natürlich durch die Atrophie ihres Fortsatzes ein wesentlich verändertes Aussehen angenommen: sie stellen jetzt flache Zellen dar mit so wenig Protoplasma, dass der nun stets rundliche oder leicht elliptische aber sonst unveränderte grosse Kern auf der Lumenseite in der Regel gar nicht von Plasma bedeckt ist. — Die die zweite Schichte bildenden Spermatocyten liegen noch immer in einer einzigen Lage. Sie sind gegen Bild 1 kaum merklich grösser geworden; der Kern befindet sich in einem Uebergangsstadium vom dichten zum lockeren Knäuel. — Die Spermatiden sind natürlich nicht mehr zu Säulen geordnet, sondern bilden ein gleichmässiges Lager. Bezüglich ihres inneren Baues wäre hier zu bemerken, dass sich vom 1. zum 2. Bilde wichtige Vorgänge in ihrem Inneren abgespielt haben, vor allem die regelmässige Einstellung der zwei cytoplasmatischen Einlagerungen, der „Sphäre“ und des „chromatoiden Nebenkörpers“. Denn während im Stadium 1 diese zwei, erst im weiteren Laufe dieser Arbeit genauer zu besprechenden Zellbestandtheile eine ganz willkürliche Position in der Zelle einnehmen, ist jetzt insofern eine auffallende Veränderung eingetreten, als die Sphäre immer oder wenigstens zumeist an dem der Kanalwand zugewendeten Pol des Kernes, der chromatoide Nebenkörper am gegenüberliegenden Pol angetroffen wird. In Fig. 2 sind diese Einzelheiten nicht angedeutet. Schliesslich sieht man oft, dass die Spermatiden nun allmählich anfangen, eine lockerere, freiere Anordnung anzunehmen.

Dieses Stadium bildet den Schluss des Entwickelungscyclus der Spermatozoen; gewöhnlich erstreckt es sich, wie v. Ebner zuerst nachgewiesen hat, über eine längere Abtheilung der Samenkanälchen, daher es das häufigste Bild ist, dem man an den Präparaten begegnet. Es stellt also gewissermaassen eine Ruhepause im Vorgang der Spermatogenese dar.

Mit dem Bilde 3 setzt der neue Cyclus ein. Die reifen Spermatozoen sind aus dem Lumen verschwunden oder zu einem unregelmässigen, axial gelegenen Klumpen zusammengeballt, stellen also schon ein völlig ausgestossenes „Secret“ dar. Die Spermatiden sorgen für den Ersatz, indem sie sich in diesem Bilde anschicken, sich zu Spermatozoen umzuwandeln. Man hat es aber erst mit den ersten Stadien zu thun. Wir sehen den Kern in

den der Kanalwand zugekehrten Pol der Zelle gerückt, so dass das Zellplasma mehr und mehr als ein Anhang des Kerns erscheint; der Achsenfaden ist schon ziemlich lang, aber noch immer sehr zart und unscheinbar. Dies ist auch das Stadium, wo sich die Neubildung des unlängst erst verschwundenen Fortsatzes der Fusszellen in ihren ersten Andeutungen wieder einleitet; die Spermatiden haben aber erst zum kleinen Theile den Anschluss an den Fortsatz gefunden. Die Elemente der zweiten Schichte, die Spermatocyten, zeigen sich in vergrösserter Form als „mittelgrosse Spermatocyten", vor allem ist aber bemerkenswerth, dass der Kern nun ganz in den Zustand eines lockeren Knäuels eingetreten ist; auch ist das die Phase, wo im Kern der merkwürdige „Intranuclearkörper" in die Erscheinung tritt, als linsenförmiges, wandständiges Gebilde. — Angesichts all dieser Veränderungen ist auffallend, dass die Spermatogonien in der Regel keine merklichen Fortschritte aufweisen; nur manchmal zeigt sich, als Varietät, eine zeitliche Verschiebung in ihrem Verhalten, insofern als sie schon in diesem Bilde jenen Zustand erkennen lassen, der ihnen sonst erst im nächsten Bilde zukommt.

Bild 4 bietet ein wesentlich verändertes Aussehen dar. Auf den ersten Blick scheint es, als wären die Spermatiden alle spurlos verschwunden. Thatsächlich sind sie aber noch alle da, nur haben sie ihren Spermatiden-Charakter bereits so gut wie aufgegeben und liegen nun nicht mehr frei, sondern als „unreife Spermatozoen" wieder büschelweise eingepflanzt in die Fortsätze der Fusszellen. Zwischen dem vorigen Bilde und diesem hat sich also jener merkwürdige Vorgang vollzogen, den Benda (1887) „Copulation" genannt hat. Der Protoplasmaanhang der „unreifen Spermatozoen", wie man sie eigentlich jetzt schon bezeichnen muss, hängt in breiten Lappen in das Lumen des Kanales hinein. Wir haben wieder also, wie in Fig. 1, das Bild eines typischen „Samenständers" vor uns, mit dem Unterschied nur gegen Bild 1, dass der die Samenfäden enthaltende oder richtiger von den noch mit dem Zellkörper verbundenen Samenfäden selbst gebildete Theil hier viel breiter ist als dort, indem er geradezu fächerartig auseinandergeht; der ganze „Spermatoblast" erscheint hier fast pinienartig, was daher kommt, dass es sich hier eben um jüngere Stadien der Spermatozoen handelt, um Uebergangsformen

zwischen Spermatiden und Spermatozoen, bei denen der protoplasmatische Zellkörper noch nicht so in die Länge gezogen, noch nicht so stark abgestreift ist, wie dort. Sehr ausgesprochene Veränderungen haben die Spermatocyten erfahren: sie sind nun zu grossen, plumpen Elementen herangewachsen, und zwar betrifft die Vergrösserung sowohl den Zellkörper wie den Kern. Diese „grossen Spermatocyten" sind stets etwas in die Länge gezogen, gewöhnlich spindelförmig, in zwei Zipfeln auslaufend, mit der Längsachse natürlich immer senkrecht auf die Kanalwand gestellt. An den meisten Stellen bilden sie noch immer eine einfache Lage, aber vielfach kann es mehr oder weniger vollkommen zur Entstehung von zwei Lagen kommen, was sich ja leicht daraus erklären lässt, dass die stark vergrösserten Zellen nunmehr nicht alle in einer Linie Platz finden können. Ihr Cytoplasma ist hell, leicht granulirt, ohne jede Spur einer radiären oder anderweitig fibrillären Structur. Der grosse, helle Kern zeigt seine Chromatinmasse in merkwürdige ringförmige Doppelchromosomen angeordnet. Im Cytoplasma tritt die „Sphäre" lebhaft hervor. — Auch die Spermatogonien sind nicht unverändert geblieben. Wir sehen sie ein wenig vergrössert und zu rundlichen Zellen umgewandelt. Bei dieser Gestalt können sie sich natürlich nicht mehr so innig wie früher der Kernmembran anlegen; aber sie sind über das Maass des Nothwendigen hinaus von der Kernmembran abgehoben, von ihr gewöhnlich durch die jetzt verbreiterten Basaltheile der Fusszellen getrennt. Das Wesentlichste aber ist, dass sich der Kern nunmehr bei allen im Zustande eines sehr eng gewundenen Spirems befindet. Dieser Knäuel färbt sich sehr stark, die Zellen treten daher nicht weniger lebhaft hervor als sie es früher als ruhende Spermatogonien gethan haben. Man könnte diese Zellen ihrem Habitus nach schon als Spermatocyten bezeichnen; doch scheint mir praktischer, sie als „Uebergangsspermatogonien" aufzufassen, wie sie denn auch v. Ebner noch zu den Spermatogonien rechnet. Eine bemerkenswerthe Thatsache lässt sich hierbei konstatiren: die Spermatogonien stellen sich alle unter dieser Spiremform dar, man sieht sich vergebens nach einem Rest von gewöhnlichen Spermatogonien, nach „Reservezellen" mit vollkommen ruhenden Kernen um. Ich nenne diese Thatsache „bemerkenswerth", weil sie ein wenig Verlegenheit bereitet

bei der Erklärung der spermatogenetischen Vorgänge in der herkömmlichen Weise; es soll dieser Punkt weiter unten nochmals zur Sprache kommen. Schliesslich sei erwähnt, dass, wie schon oben angegeben, die Basaltheile der Fusszellen jetzt beträchtlich breiter geworden sind; damit hängt wohl auch zusammen, dass die Kerne dieser Zellen jetzt niemals eine dreieckige, sondern stets eine mehr oder weniger abgeplattete Form zeigen.

In Bild 5 finden wir die Spermatocyten in mitotischer Theilung begriffen, wodurch sich dieses Bild von allen anderen Stadien der Spermatogenese lebhaft unterscheidet; schon mit schwachen Vergrösserungen wird man die Stellen, an denen diese Mitosen liegen, leicht auffinden können. Die Theilung erfolgt schubweise, daher man die Mitosen nur selten einzeln, vielmehr gewöhnlich wie in Herden zusammengedrängt, auf bestimmte Abschnitte der Kanälchen beschränkt findet. Im Allgemeinen sind diese „Mitosenherde" spärlich vertheilt; nach den Zählungen v. Ebner's fällt auf 55 Samenkanälchendurchschnitte nur ein einziges Kanälchen mit Mitosen. Auch erstreckt sich das Mitosengebiet niemals auf längere Strecken des Kanälchens, sogar niemals auf dessen ganzen Umfang; es nimmt vielmehr gewöhnlich nur ein Segment oder einige getrennte Segmente des Querschnittes in Anspruch. Wie v. Ebner (1891) zuerst nachgewiesen hat, giebt es bei der Ratte zwei Formen von Spermatocytenmitosen: grosse und kleine. Die beiden Gattungen liegen niemals untermischt miteinander, sondern gruppenweise allein für sich; einmal findet man eine Gruppe von „grossen", an einer anderen Stelle eine Gruppe von „kleinen" Mitosen; letztere dürften etwas seltener sein, woraus man folgern kann, dass die Zell- und Kerntheilung an den kleineren Mitosen rascher abläuft als an den grossen. Der Unterschied in der Grösse ist ziemlich beträchtlich. Wenn man z. B. das Stadium der Aequatorialplatte zum Vergleiche benützt, so findet man bei den grossen Mitosen eine Zellenlänge von 26—32 μ — es schliessen sich diese Mitosen in Betreff ihrer Grösse direkt an die grossen Spermatocyten an — bei den kleinen eine solche von 16—18 μ, ein bedeutender Unterschied! Freilich findet man auch Formen, bei denen man in Verlegenheit geräth, welcher man sie von den beiden Kategorien zutheilen soll.

v. Ebner hat an diese Beobachtung die Schlussfolgerung geknüpft, dass die beiden Mitosentypen zeitlich verschiedenen

Theilungen derselben Zelle entsprechen; es würden sich demnach die Spermatocyten zweimal hintereinander theilen.

Nach genauer Prüfung des sehr schwierigen Gegenstandes muss ich mich vollkommen der v. Ebner'schen Ansicht anschliessen. Der überzeugendste Beweis für ihre Richtigkeit liegt für mich in der Thatsache, dass man in der Nähe dieser Mitosen, namentlich aber der grossen, oft auch eingesprengt zwischen ihnen eine spermatidenähnliche, ziemlich grosse besondere Zellform findet mit vollkommen ruhendem Kern, die man auf keine andere Weise erklären kann als indem man annimmt, dass sie die ruhende Zwischenform darstellt zwischen erster und zweiter, zwischen grosser und kleiner Mitose. Diese Zellen hat schon v. Ebner beschrieben und auch richtig gedeutet; nach der bei Salamandra, Nematoden u. s. w. üblichen Terminologie sollte man sie als „Spermatocyten II. Ordnung" bezeichnen; allein da sie sich mehr schon an den Spermatidentypus anschliessen, möchte ich sie eher nach ihrem Entdecker „v. Ebner'sche Zellen" nennen. Sie sind grösser als die Spermatiden, besonders aber grösser als die aus der zweiten Theilung hervorgegangenen jungen Spermatiden, die erst durch eine geringe Zunahme ihres Protoplasmas und namentlich ihres Kernes den normalen Umfang einer Spermatide zu erreichen haben. Die Grössendifferenz zwischen den beiden Zellengattungen, den v. Ebner'schen Zellen und den Spermatiden, zeigt sich nirgends markanter als an solchen Stellen, wo sie untermischt miteinander liegen, was in der Umgebung der kleinen Mitosen keine Seltenheit ist. In der Nähe der grossen Mitosen findet man niemals kleine junge Spermatiden, sondern immer nur grosse Spermatocyten und, von diesen immer getrennt, v. Ebner'sche Zellen. — Ob die zweimalige Theilung für die Spermatocyten die Geltung eines durchgreifenden Gesetzes hat, möchte ich freilich nicht mit Bestimmtheit vertreten; ich will es nicht verschweigen, dass ich ab und zu Wahrnehmungen gemacht habe, die mir den Verdacht nahe legten, dass sich auch die Producte der ersten Theilung, die v. Ebner'schen Zellen, zu regelrechten Spermatiden umgestalten können durch allmähliche Verkleinerung des Kerns. Diese Variabilität würde also darauf hinweisen, dass der Wiederholung der Spermatocytentheilung eine principielle Bedeutung nicht zukommt. Indessen scheint mir das eine sicher,

dass der gewöhnlichere, typische Modus jedenfalls in der zweimaligen Theilung gegeben ist, wie sie ja auch bei den Spermatocyten von Salamandra, Nematoden, Insecten u. s. w. die Regel bildet, freilich ohne dass dort eine Ruheform zwischen die zwei Zelltheilungen eingeschaltet wäre, wie dies bei der Ratte bestimmt der Fall ist. Meine Erfahrungen stehen hier also in Widerspruch mit denen Moore's (1893), der für die Ratte nur eine einmalige Spermatocytentheilung annimmt, stehen dagegen in Uebereinstimmung mit denen von v. Mihálkovics (1895, S. 15), der sich bezüglich der Ratte, der Maus und des Meerschweinchens ebenfalls für eine 2—3 malige Theilung der Spermatocyten ausspricht.

Man findet bei beiden Theilungen alle Stadien der Mitose vor, am häufigsten sind aber die Aequatorialplattenstadien, wobei die Achse der Spindel vorherrschend, aber nicht ausnahmslos, senkrecht auf die Kanalwand steht; sie kann auch eine mit dieser parallele oder eine andere Lage aufweisen. Die Mitosen liegen in 2—3 Schichten übereinander, als helle, rundliche Zellen, die sich schon durch den schwächeren Farbenton ihres Cytoplasmas von den umgebenden Zellen deutlich abheben. Auf die weiteren Einzelheiten der Kern- und Zelltheilung soll an einer späteren Stelle in einem besonderen Kapitel eingegangen werden. Ich bemerke, dass in Fig. 5 nur die grossen Spermatocytenmitosen zur Ansicht gebracht sind.

Was das Verhalten der übrigen Zellgattungen in diesem Bilde betrifft, so ist gegenüber dem vorangehenden Bilde alles beim alten geblieben. Die Spermatogonien zeigen auch hier alle das oben geschilderte, durch die Bezeichnung „Uebergangsspermatogonien" charakterisirte Verhalten; auch die Fusszellen stellen sich unter demselben Bilde dar wie vorhin, als typische „Samenständer", oben in Verbindung mit 6—8 unreifen Spermatozoen, deren Cytoplasma in breiten, fingerförmigen Lappen in das Lumen hineinragt. Es liegt also ausser den grossen Spermatocyten Alles unverändert vor. — An dieses Bild schliesst sich nun wieder, als das nächste Stadium im Cyclus, Bild 1 an; den Uebergang vermitteln solche Stellen, an denen die Mitosen schon mit Ebner'schen Zellen resp. jüngern Spermatiden untermischt sind.

Durch Vergleichung der charakterisirten Bilder ist es nun unschwer, sich jenen Vorgang in den Zellen des Samenkanälchens,

der in der Bildung der Samenfäden gipfelt, zurecht zu legen. Den Ausgangspunkt der Entwickelung stellen die Spermatogonien, die kleinen ruhenden Zellen an der Membr. propria in den Bildern 1—3 dar; sie vermehren sich auf mitotischem Wege. Allmählich treten nun diese Zellen in die „Wachsthumsperiode“ ein, indem sie an Cytoplasma zunehmen, und auch ihre Kerne bestimmte Veränderungen erleiden. Im ersten Stadium ihrer Umwandlung präsentiren sie sich als Uebergangsspermatogonien, wie sie uns in den Bildern 4 und 5 entgegentreten. Wenn sich die grossen Spermatocyten mitotisch getheilt und sich neue Spermatiden gebildet haben, erfolgt eine weitere Vergrösserung der Zelle, und wir stehen den kleinen Spermatocyten gegenüber, wie sie für das 1. und 2. Bild charakteristisch sind. Hand in Hand mit ihrem Wachsthum rücken sie nun einwärts, von der Kanalwand weg, sie stellen nun nicht mehr die erste, sondern die zweite Schichte von der M. propria aus gerechnet dar. Allmählich reifen sie dann zu den „mittelgrossen Spermatocyten“ des 3. Bildes und zuletzt zu den „grossen Spermatocyten“ des 4. Bildes heran. Jetzt treten sie in die „Theilungsperiode“ ein, indem sie einer zweimaligen Theilung (Bild 5) unterliegen, wobei natürlich bei der zweiten Mitose die Menge des Zellplasmas bedeutend geringer sein muss als bei der ersten — daher „grosse und kleine Mitosen“. Zwischen den beiden Theilungen aber liegt eine vollkommene Ruheform, die „Spermatocyte zweiter Ordnung“ oder „v. Ebner'sche Zelle“. Erst als die Theilungsprodukte dieser letzteren erkennen wir die jungen Spermatiden, wie wir sie in Bild 1 und 2 in mehreren Lagen aufgeschichtet sehen. Jetzt setzt die zweite Hälfte des ganzen Vorganges ein, die eigentliche Samenfadenbildung, die Umwandlung der Spermatiden zu Spermatozoen — die Zellen gelangen in ihre letzte Phase, in die „Umwandlungsperiode“. Die Umwandlung erfolgt durch eine Art von Herauswanderung des elliptisch gewordenen Kerns aus seinem Zellkörper in der Richtung nach der Kanalwand, ein Vorgang, dessen ersten Stadien wir auf Bild 3 begegnen. Das Cytoplasma weicht mehr und mehr zurück und bildet bald gleichsam nur einen Anhang des sich zum Spermatozoenkopfe umwandelnden Kerns. Bis zu dieser Stufe sieht man die Spermatiden noch immer frei in den obersten Schichten der Zellauskleidung des Samenkanälchens

liegen. Nun leitet sich aber jener merkwürdige Vorgang ein, dessen Verständniss früher so grosse Schwierigkeiten bereitet hat, ja dem wir vom Gesichtspunkte eines causalen Erkennens auch noch heute wie einem Räthsel gegenüber stehen: die bis dahin ruhenden „Fusszellen" unten an der Membrana propria treten nun in eine aktive Periode ein: sie lassen eine zunächst kurze, dann länger werdende stielförmige Verlängerung lumenwärts aus sich hervorgehen, und dieser Fortsatz übt eine merkwürdige Attraktionskraft auf die in der Umbildung zu Spermatozoen begriffenen Spermatiden aus. Je eine bestimmte Zahl davon gruppirt sich büschelartig um je einen Fortsatz herum und tritt mit ihm in eine so innige Verbindung, dass die Fusszelle nun mit den ihr anhaftenden Spermatiden gleichsam ein einheitliches Gebilde darzustellen scheint, den „Spermatoblasten" von v. Ebner oder den „Samenständer" [1]). Es kann keinem

1) Ich benütze diese Stelle, um über die Sertoli'schen oder Fusszellen einige Bemerkungen unterzubringen. Ich möchte namentlich darauf hinweisen, dass ich keine Zellgattung kenne, an der eine fibrilläre Differenzirung des Cytoplasmas schöner zum Ausdruck käme, als an diesen Zellen. An Präparaten, die mit Hermann'scher Lösung fixirt sind, scheinen sie manchmal wie fast ausschliesslich aus feinen, parallel und geradlinig verlaufenden Fibrillen zusammengesetzt, die unten fächerförmig divergirend an der Membrana propria inseriren, oben frei auslaufen. Diese fibrilläre Structur ist zuerst von Svaën und Masquelin (1883, S. 791) beim Stier beschrieben und seitdem sehr häufig bestätigt worden. Interessant ist das Verhalten dieser Fibrillen oben an der Stelle, wo die Samenfadenköpfe in der Sertoli'schen Zelle stecken. Nach Benda (1887) sollen sich diese Fibrillen an den Spermatozoenköpfen inseriren, und zwar je an einem Kopf eine Fibrille. Diese Angabe findet in meinen Erfahrungen keine Stütze, vielmehr sehe ich an passenden Präparaten ganz deutlich, dass die Fibrillen zwischen den Köpfen frei endigen, ohne sich mit ihnen zu verbinden, dass also die Spermatozoon zwischen die Fibrillen hineingesteckt sind. Da der Protoplasmalappen der jungen Spermatozoen erst jenseits der Endigung der Fibrillen beginnt, gewinnt man den Eindruck, dass die Verbindung der Spermatiden mit dem Fortsatz der Fusszelle nicht eigentlich auf einer Verschmelzung der beiderseitigen Protoplasmaantheile, einer Copulation im Sinne Benda's, sondern lediglich auf einem innigen Contact beruht. Die Zwischenräume zwischen den Fibrillen bilden wohl die Bahnen für die Fett- und Eiweissstoffe, aus denen das junge Spermatozoon das Material für sein Wachsthum schöpft. Die von Plato (1896) beschriebenen Kanäle der Membrana propria unter den Fusstheilen der Sertoli'schen Zellen beruhen wohl auf Täu-

Zweifel unterliegen, dass diese Verbindung, für die Benda, wie schon gesagt, den Namen „Copulation" vorgeschlagen hat, für den Ausreifungsvorgang der angehenden Spermatozoen von allergrösster Bedeutung, ja ganz unentbehrlich ist, indem hierdurch die jungen Spermatozoen bis zu ihrer vollen Entwicklung fixirt und mit den zu ihrem Wachsthum nöthigen Nahrungsstoffen versehen werden. Allmählich sehen wir nun, wie die Spermatozoen ihrer entgültigen Gestalt entgegenreifen, wie ihr Kopf die charakteristische Hakenform annimmt, wie sich die Geissel in die Länge zieht und auch an Stärke zunimmt, wie ein „Verbindungsstück" in seiner typischen Gestaltung zum Ausdrucke kommt.

Während dieser ganzen Zeit aber sind die Spermatozoen bündelweise festgehalten von dem Fortsatz einer Fusszelle; erst wenn das Spermatozoon seinen fertigen Zustand vollkommen erreicht und dadurch die zur Erfüllung seiner Aufgabe nothwendigen Eigenschaften erlangt hat, löst sich diese Verbindung, indem jener Fortsatz schwindet (Bild 2), und nun können die freigewordenen Samenfäden ihren Weg antreten.

In einer Beziehung aber erfordert diese Darstellung noch eine Ergänzung. Wir haben gesehen, dass sich die Spermatogonien während ihrer allmählichen Umwandlung zu Spermatocyten mehr und mehr von der Kanalwand ablösen und einwärts rücken. An ihrer früheren Stelle erscheint nun wieder eine Schichte gewöhnlicher, wandständiger, ruhender Spermatogonien. Woher sind diese entstanden? Nach der gangbaren Annahme sollten bei der Umwandlung einer jeden Spermatogoniengeneration zu Spermatocyten einzelne Spermatogonien in unverändertem Zustande an der Kanalwand zurückbleiben, und diese sollen dann als Reservematerial den Ausgangspunkt für den nächsten Nachschub bilden. Ich habe natürlich selbst Anfangs diese Meinung gehegt, wie überrascht war ich aber, als ich auf dem Bilde 4 und 5 die Wahrnehmung machen musste, dass hier ausnahmslos alle Spermatogonien jene Veränderungen aufwiesen, die für die „Uebergangsspermatogonien" charakteristisch sind, d. h. dass

schung; ich habe die Membrana propria bei allen von mir untersuchten Säugethieren auch bei Plato's Hauptobject, der Katze, immer als zusammenhängende Haut gesehen; der Eintritt der Nahrungsstoffe in das Innere des Samenkanälchens muss auf dem Wege der Filtration und Diffusion erfolgen.

der Kern bei allen zu einem sehr feinfädigen Spirem umgewandelt erscheint; vergebens suchte ich nach jenen unveränderten „Reservezellen". So ganz einfach also, wie es die bisherigen Darstellungen schildern, kann die Sache nicht liegen; ich sehe nach reiflichem Nachdenken keine andere Möglichkeit der Erklärung, als durch die Annahme, dass sich der neue Spermatogonienvorrath bei der Ratte in der Weise bildet, dass nach Ablauf der Spermatocytentheilung — also in dem Stadium zwischen Bild 5 und 6 — sich nicht alle Uebergangsspermatogonien weiter zu Spermatocyten umwandeln, sondern einzelne davon immer wieder in den früheren vollkommenen Ruhezustand zurückkehren, um als Spermatogonien wieder an die Wandung heran zu rücken, sich bald mitotisch auf die frühere Zahl ergänzend. Für diese Annahme spricht auch der Umstand, dass die Zahl der Uebergangsspermatogonien entschieden grösser ist als die der Spermatocyten; bilden doch beide Zellgattungen für sich allein je eine zusammenhängende Lage, wobei doch bei den viel grösseren Dimensionen der Spermatocyten weniger Elemente in der zweiten Reihe neben einander Platz finden können, als dies in der ersten Reihe bei den kleineren Uebergangsspermatogonien der Fall ist.

Die Sphäre in den Spermatocyten.

Bei den meisten Färbungen tritt in den Spermatocyten, schon bei schwachen Vergrösserungen erkennbar, ein runder, scharf begrenzter Körper in die Erscheinung, ein Produkt des Cytoplasmas, in der Nachbarschaft des Kernes gelegen: das Gebilde, das neuerdings als „Archiplasma" oder „Sphäre" bezeichnet wird, früher dagegen gewöhnlich als „Nebenkern" aufgefasst wurde. Man kann dieses Gebilde durch gewisse Doppelfärbungen mit einer Schärfe zur Ansicht bringen, die nichts zu wünschen übrig lässt. Benda (1892) hat es z. B. durch eine Combination von Lichtgrün F. S. und Safranin sehr distinkt darstellen können; es nimmt hierbei eine intensiv grüne Färbung an, während der Kern roth und das Cytoplasma nur leicht grün gefärbt erscheint. Auch die von Rawitz (1895) eingeführte Behandlungsweise (Tanninbrechweinstein-Fuchsinfärbung) scheint zu ihrer Darstellung hervorragend geeignet zu sein. Ich selbst habe, gleich Meves (1896) und Niessing (1896) in der M.

Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinfärbung, besonders in Verbindung mit einer leichten Nachfärbung in Erythrosin, eine recht günstige Methode gefunden, um die Sphäre darzustellen; sie nimmt dabei durch das Eisenhämatoxylin einen leicht grauen Ton an, dem die Erythrosinnachfärbung dann noch eine röthliche Farbennuance beifügt. Aber am schärfsten gelang es mir, die Sphäre hervorzuheben mit einer Doppelfärbung in Hämalaun und Erythrosin, besonders an Präparaten, die mit Sublimat-Alkohol-Eisessig fixirt worden waren. Man erhält mit dieser Methode sehr klare und zierliche Bilder; der Kern färbt sich in violetter Farbe, das Zellplasma nimmt einen leichten Rosaton an, die Sphäre aber tritt bei richtiger Anwendung der Färbemittel in intensiver Rubinfärbung leuchtend aus der blassen Umgebung hervor und lenkt dadurch auf den ersten Blick, oft noch vor dem Kern, die Aufmerksamkeit auf sich. Dieses deutliche Hervortreten der Sphäre ermöglicht es, sie gleich von den ersten Stadien ihrer Entstehung an nachzuweisen und sie bis zu jenen Phasen der Spermatocytentheilung zu verfolgen, wo sie sich durch Auflösung dem Blicke entzieht.

Suchen wir die „Sphäre" zum Zwecke eines genaueren Studiums dort auf, wo sie den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht, nämlich in den mittelgrossen und grossen Spermatocyten des 3. und 4. Bildes (Fig. 7—10). Sie präsentirt sich hier fast immer als eine regelmässige, grosse Kugel[1]) mit einem Durchmesser von ungefähr 4 μ, also nicht ganz ein Drittel des Kerndurchmessers (14—16 μ) an Grösse erreichend, glatt und regelmässig begrenzt, entweder in direkter Berührung mit dem Kern oder doch in seiner nächsten Nähe liegend. Jene zackigen, unregelmässigen Sphärenformen, die bei Salamandra von Meves und Rawitz beschrieben sind, kommen hier in den Spermatocyten nicht vor; wir stehen hier, wie gesagt, einer regelmässigen Kugelform gegenüber, nur manchmal ist diese durch eine schwach elliptische Form ersetzt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle finden wir sie streng in der Längsachse der Zelle gelegen und zwar weitaus häufiger lumenwärts vom Kern als auf der anderen Seite.

1) In den Spermatocyten des Menschen finde ich sie nicht rund, sondern elliptisch, dem Kern flach aufgedrückt. Bei Katze, Meerschweinchen und Igel ist sie rund.

Man kann also sehr wohl von einer gewissen Gesetzmässigkeit in der Lagerung der Sphäre sprechen, nur ist diese Gesetzmässigkeit nicht als eine „regulà sine exceptione" aufzufassen. Zählungen, die ich nach dieser Richtung hin vorgenommen habe, zeigten, dass die Sphäre in 93 Fällen von 100 streng in der Zellachse lag; in 7 Fällen aber fand sie sich seitlich neben dem Kern. Von den 93 Fällen hatte die Sphäre 75 mal an der Lumenseite des Kerns und nur 18 mal auf dessen der Kanalwand zugekehrten Seite ihren Sitz.

Die Sphäre besteht ihrem ganzen färberischen Verhalten nach aus einer besonderen Verdichtung des Zellkörpers, ohne jede Betheiligung von chromatischen Elementen; sie stellt ein richtiges cytoplasmatisches Gebilde dar. Sie muss von ziemlich consistenter Beschaffenheit sein. Dies erkennt man am schönsten an solchen Stellen misslungener Sublimatpräparate, wo das Zellplasma der Spermatocyten ganz oder theilweise zerstört erscheint: die Sphärenkugeln zeigen sich hier oft in wohlerhaltenem Zustande, als ob sie geradezu mit Nadeln künstlich isolirt worden wären. Nicht also lediglich um ein optisches oder färberisches Phänomen handelt es sich hier, sondern um einen realen, scharf abgegrenzten widerstandsfähigen Körper, der in das gewöhnliche Zellplasma als etwas von ihm differentes eingebettet ist.

Die Abgrenzung der Sphäre gegen das Cytoplasma scheint an den meisten Präparaten aus dem Rattenhoden durch gar nichts anderes als durch den Rand der Sphärensubstanz selbst gegeben zu sein. Nur an Eisenhämatoxylinpräparaten, die ich sehr lange in der Eisenalaunlösung liegen liess, oder die ich zu schwach entfärbt hatte, sah ich an ihrem Rande schwarze Körner und Schollen, oft so viele, dass sie um die Sphäre einen förmlichen Reif bildeten, der freilich niemals ganz zusammenhängend, sondern immer an vielen Stellen unterbrochen erschien. Ich möchte aus dieser Erscheinung so viel folgern, dass die Sphärensubstanz in ihren Randschichten von etwas ungleichmässiger Dichtigkeit ist. Ein „schönes, scharf und dunkler als die Rindensubstanz gefärbtes Körnerstratum", wie es Niessing (1896, S. 118) als Begrenzung der Sphäre beim Meerschweinchen regelmässig fand, habe ich bei der Ratte vergeblich gesucht. Es unterliegt keinem Zweifel, dass hier der neuerdings von M.

Heidenhain (1894, S. 644) präcisirte Sphärenbegriff, wonach die „Sphäre" kein selbstständiges Organ der Zelle, sondern nur eine durch das van Beneden'sche Mikrosomenstratum hervorgerufene optische Erscheinung sei, nicht zur Anwendung gelangen kann; es ist hier etwas anderes im Spiele.

An den Hämalaun-Erythrosinfärbungen, aber auch, wenngleich nicht so deutlich, an anderweitigen Präparaten, erkennt man die von Meves und Niessing beschriebene Erscheinung, dass die Sphäre aus einer dunkler schattirten äusseren und einer blasseren inneren Schichte besteht. Die Abgrenzung beider Zonen gegeneinander ist freilich nicht immer gleich deutlich; auch scheint das Breitenverhältniss zwischen ihnen etwas wechselnd zu sein. Ferner ist bemerkenswerth, dass das hellere Innenfeld etwas excentrisch liegen kann. An Hämalaun-Erythrosin- sowie an Magentarothpräparaten wird man nur selten in der Mitte der helleren Innenzone wieder eine dunklere centrale Stelle vermissen, die an solchen Präparaten aber immer nur als ein diffuser, schattenhafter Fleck und niemals etwa als ein scharf begrenztes Körnchen erscheint.

Niessing's Angabe (1896, S. 116), dass die Sphäre des Meerschweinchens „von einer Menge feinster radiär gestellter Protoplasmafibrillen" durchsetzt sei, ferner dass sie mehrere kugelschalenartig angeordnete concentrische Körnerstrata aufweise, veranlassten mich, der Frage nach der inneren Beschaffenheit der Sphäre besondere Beachtung zu schenken. In beiden Beziehungen waren meine Beobachtungen bei der Ratte vollkommen negativ; von Fibrillen sah ich niemals eine Spur, weder in der Sphäre, noch aber im Cytoplasma der ruhenden Spermatocyten; Granulationen fanden sich öfters in der Sphäre, doch immer nur sporadisch und ohne jede Andeutung einer regelmässigen Anordnung. Ich gebe zu, dass negative Erfahrungen gegenüber positiven Angaben immer nur von sehr bedingtem Werth sind; indessen ist hier zu berücksichtigen, dass ich mich genau derselben Methode bedient hatte, wie Niessing. Meiner Ueberzeugung nach besitzt die Sphäre in den Spermatocyten der Ratte keine fibrilläre Struktur, sondern besteht aus einer compakten, homogenen Protoplasmaverdichtung; ebenso stellen die Schollen, die man darin öfters wahrnimmt, nichts typisches, nichts regel-

mässiges dar. Also weder eine fibrilläre, noch eine granuläre Beschaffenheit kommt der Sphäre zu.

Die Eisenhämatoxylinpräparate fügen zu diesen Einzelheiten eine wichtige Thatsache hinzu: den Nachweis des Centrosoms in der Sphäre, oder richtiger der Centrosomen, denn immer handelt es sich um ein kleines Körnchenpaar. Eine leichte oder ganz gewöhnliche Sache ist es freilich nicht, diese Gebilde gefärbt zu erhalten; man wird auch an den relativ gelungensten Präparaten viele Sphären ganz leer, andere wieder so granulirt finden, dass man unter den vorhandenen Körnern die Centrosomen nicht sicher herauszufinden im Stande ist[1]). Daneben aber wird man ab und zu immer Zellen finden, in denen man sich einer tadellosen Centrosomenfärbung erfreuen kann und die der Forschung nach dieser Seite hin als sichere Grundlage dienen können. Die besten Anschauungen der Centrosomen erhielt ich an Präparaten aus dem Hoden des Katers und zwar aus einem Object, das nicht mit Sublimat, sondern mit Hermann'scher Lösung fixirt worden war. Aber auch von der Ratte besitze ich manche Präparate, an denen ich die Centrosomen der Spermatocyten überzeugend demonstriren kann.

Die Centralkörperchen sind also, wie gesagt, immer in der Zweizahl vorhanden. Man findet sie als zwei kleine, aber doch noch leicht sichtbare, rundliche, gleich grosse Körnchen, neben einander gelegen, aber ohne mit einander in Berührung zu stehen, gewöhnlich in der Mitte der Sphäre. Letzteres ist aber nicht ausnahmslos der Fall. Oft zeigen sie eine etwas excentrische Lagerung und besonders häufig sieht man sie gegen den Kern hingerückt, manchmal mit ihm in direkter Berührung, so dass sie also ganz an den Rand der Sphäre zu liegen kommen. Das ist namentlich der Fall in den vorgerückteren Stadien der grossen Spermatocyten (s. Fig. 9): hier liegen sie

1) Beim Meerschweinchen ist der Nachweis der Centrosomen noch dadurch besonders erschwert, dass sich jene erwähnte centrale dunkle Substanz innerhalb der hellen Innenzone, in die offenbar die Centrosomen eingebettet sind, an Eisenhämatoxylinpräparaten mit Vorliebe ganz schwarz färbt. Man erhält so in der Mitte der Spermatocytensphäre oder auch excentrisch ein grosses schwarzes Korn (s. Niessing's Fig. 1 und 2), das offenbar noch etwas mehr ist, als eine Verklumpungsfigur der beiden Centrosomen.

stets in der Nähe der Kernmembran, ein Verhalten, das man schon als erste Phase jenes Vorganges auffassen kann, durch den die Centrosomen die Sphäre verlassen, um zur Bildung der Spindelpole auseinander zu weichen. Bei einer solchen Lage ist die gegenseitige Stellung der beiden Centralkörperchen natürlich eine gegebene: die sie verbindende Linie fällt mit der Kernoberfläche zusammen oder läuft wenigstens parallel mit ihr; in allen anderen Fällen aber kann ihre gegenseitige Stellung eine ganz beliebige sein, wie man das durch Vergleichung der Fig. 7 u. 8 erkennen wird.

Im Allgemeinen erscheinen die Centralkörperchen in den Spermatocyten der Ratte an meinen Präparaten genau unter demselben Bilde, wie sie Meves (1894 und 1896) von Salamandra darstellt. Eine Vermehrung der Centralkörperchen auf drei, wie sie Niessing fand, vermochte ich nicht sicher festzustellen. Die typische Zahl ist jedenfalls zwei.

An den Eisenhämatoxylinpräparaten ist es mir niemals gelungen, eine verbindende Substanz zwischen den beiden Centralkörnchen nachzuweisen. Hier treten aber ergänzend die Bilder ein, die man mit anderen Färbungen erhält. Ich hatte erwähnt, dass bei der Färbung mit Hämalaun und Erythrosin in der Mitte der Sphäre eine dunkle Stelle zur Erscheinung kommt. Der dunkle Fleck entspricht der Stelle, an der die Centralkörperchen gewöhnlich liegen, und doch können es diese allein nicht sein, die jene Erscheinung hervorrufen, denn dazu ist der Fleck zu breit, zu diffus, zu einheitlich. Als plausibelste Erklärung bietet sich also die Annahme, dass hier eine besondere blasse Substanz im Spiele ist, in die die Centrosomen eingebettet liegen und durch die sie mit einander verknüpft werden: eine Centrodesmose im Sinne von M. Heidenhain. Dass diese Substanz an den Eisenhämatoxylinbildern nicht zur Ansicht gelangt, liegt wohl hauptsächlich daran, dass bei dieser Färbung die ganze Sphäre eine dunkle, graue Farbe annimmt.

Mit vorstehender Beschreibung kann natürlich ein Verständniss der „Sphäre“ noch nicht erreicht sein; die wichtigsten Aufklärungen müssen wir vielmehr von der Untersuchung der Frage erwarten: wie entsteht dieses Gebilde? Zum Studium dieser Frage scheint mir der Rattenhoden ein besonders günstiges Object zu sein. Denn während im Katzenhoden z. B. die Sphäre

in den meisten Spermatogonien schon als fertiges kräftig entwickeltes Gebilde vor uns liegt, lässt sich bei der Ratte ihr allmähliches Werden in den Spermatogonien recht gut beobachten. In den meisten Spermatogonien — d. h. in den kleinen, ruhenden Zellen an der Kanalwand — vermisst man sie. Ab und zu gelingt es aber schon in diesen Zellen (Fig. 6), mit Hülfe der Hämalaun-Erythrosin-Doppelfärbung ihre ersten Spuren nachzuweisen in Form einer ganz kleinen, sich in charakteristischer Weise dunkel färbenden flachen Stelle in unmittelbarer Berührung mit dem Kern. Deutlicher und nunmehr ausnahmslos nachweisbar tritt sie hervor als linsenförmiges, dem Kern an einer beliebigen Stelle ebenfalls dicht anliegendes Klümpchen in den „Uebergangsspermatogonien" (Fig. 4 und 5). In den „kleinen" und „mittelgrossen" Spermatocyten nimmt sie dann allmählich an Umfang zu und bläht sich Hand in Hand damit zur Kugelgestalt auf; schon bei den mittelgrossen Spermatocyten (Fig. 7 und 8) ist diese Form vollkommen ausgesprochen. Von der Trennung einer Rinden- und Marksubstanz ist auf dieser Stufe noch nichts zu sehen, die Sphäre erscheint noch immer von ganz gleichmässiger innerer Beschaffenheit; erst in den „grossen" Spermatocyten prägt sich diese Gliederung aus, in dem Stadium, in dem die Sphäre zu ihrer grössten Ausdehnung herangewachsen ist (Fig. 9 und 10). In allen Phasen ihrer Entwicklung beherbergt die Sphäre die Centralkörperchen.

Aus dem dargelegten Entwicklungsvorgang ergiebt sich also, dass die „Sphäre" als eine selbstständige, spontane Differenzirung des Cytoplasmas aufzufassen ist, die wohl im Anschluss an die Centrosomen, aber ohne Beziehungen zu anderen in der Zelle schon vorhandenen Gebilden entsteht. Vor allen Dingen lässt sich also eine Analogie unseres Gebildes ausschliessen mit jenen in den Samenbildungszellen von wirbellosen Thieren so weit verbreiteten, in ihrer Form so mannigfaltig wechselnden Körpern, die ihrer Herkunft nach auf Reste der achromatischen Spindel bei der mitotischen Theilung der betreffenden Zellen zurückzuführen sind, und die in den letzten Jahren von Platner, Zimmermann, Bolles Lee, Calkins, v. Erlanger u. A. so genau untersucht worden sind[1]). Beschränkt man, wie das v. Er-

1) Vergl. hierüber das ausführliche Referat von v. Erlanger (1896 und 1897), namentlich dessen III. Theil.

langer (III) verlangt, die von Bütschli (1871) eingeführte Bezeichnung „Nebenkern“ auf derartige Spindelderivate, so kann man sagen, dass die Säugethiere überhaupt keinen wahren „Nebenkern“ in ihren Samenzellen besitzen, denn auch der weiter unten zu besprechende „chromatoide Nebenkörper“ hat mit der Spindel bestimmt nichts zu thun.

Um was handelt es sich hier aber? Wenn ich im Anschluss an die von Hermann, Meves, Niessing u. A. benutzte Terminologie das Gebilde bisher ohne Vorbehalt stets als „Sphäre“ bezeichnet habe, so könnte vielleicht der Leser daraus den Schluss ziehen, dass ich unsere „Sphäre“ für identisch halte mit dem, was van Beneden als „Sphère attractive“ in die Literatur eingeführt hat. Dies ist aber keineswegs mein Standpunkt. Auf keinen Fall liegt hier eine ähnliche Bildung vor, wie etwa der je nach der Färbung helle oder dunklere Hof, der bei Leukocyten und vielen anderen Zellen das Centrosoma umgiebt und dessen Bedeutung mir noch immer nicht vollkommen aufgeklärt zu sein scheint. Auch mit Boveri's „Archiplasma“, wie es in den Eizellen von Nematoden vorhanden zu sein scheint, darf man, glaube ich, den hier vorliegenden Körper nicht ohne weiteres in eine Linie stellen. Zwar würde Boveri's Definition der „Astrosphäre“ (1895, S. 35) „als desjenigen Complexes, der sich im Umkreis des Centrosoma als etwas der Substanz oder Struktur nach Specifisches von dem indifferenten Protoplasma unterscheiden lässt“ — recht gut auf unsere „Sphäre“ passen; indessen ergiebt sich doch auf der anderen Seite aus dem Verhalten unserer „Sphäre“ bei der Theilung der Spermatocyten, ebenso wie auch aus ihrer Unabhängigkeit von den Centrosomen in den Spermatiden, aus zwei Punkten, die noch einzeln zur Sprache kommen sollen, sicher die Thatsache, dass hier doch wohl etwas anderes im Spiele ist, als bei dem Boveri'schen Archiplasma.

Die Ansicht also, die ich mir über die Bedeutung der Sphäre gebildet habe, stimmt vollkommen mit der von v. Kostanecki (1896, S. 213) und v. Erlanger (1897, S. 171) ausgesprochenen überein. Auch mir scheint, wie v. Kostanecki, die Sache so zu liegen, „dass wir es hier mit ganz specifischen Stoffen zu thun haben, die, um den Centralkörper sich gruppirend, eine vollkommene Kugel bilden, die aber ganz verschieden ist

von dem, was wir sonst als Sphäre bezeichnen." Es liegt hier meiner Meinung nach etwas ganz Besonderes, Specifisches, nur den germinativen Zellen Eigenthümliches vor; denn etwas ganz Analoges ist, so viel ich weiss, in keiner andern Zellgattung nachgewiesen worden, wenigstens nicht ganz in ähnlicher Form. Verdichtungen des Cytoplasmas um das Centrosoma und die wahre „Sphäre" herum kommen zwar auch in anderen Zellen vor, so z. B. in den Knorpelzellen des Frosches (Meves 1895), in den Spinalganglienzellen desselben Thieres (Lenhossék 1895), bei welch letzteren ich jene Verdichtung als „Plasmosphäre" bezeichnet habe; indessen lassen sich diese undeutlichen, leichten diffusen Verdichtungen in der Umgebung jener Centralgebilde doch wohl kaum in direkte Parallele setzen mit dem scharf begrenzten, selbstständigen Körper, der in den Spermatocyten als „Sphäre" die Centralkörperchen beherbergt, höchstens könnte man in ihnen die ersten Andeutungen eines solchen Gebildes erblicken.

Eine scharf umschriebene Verdichtung des Cytoplasmas um das Centrosoma herum, wie sie hier vorliegt, ist in den Spermatocyten allgemein verbreitet, nicht nur bei Säugethieren und Wirbelthieren, sondern auch bei Wirbellosen. Man findet über diesen Gegenstand die ausführlichsten Mittheilungen in dem sorgfältigen, auch eigene Beobachtungen enthaltenden Referate v. Erlanger's, besonders in dessen letztem IV. Abschnitt. Es scheint aber, dass bei Wirbellosen die „Sphäre" insofern eine etwas andere Zusammensetzung besitzt, als sie einen stark körnigen Bau aufweist. So schildert z. B. v. Erlanger (1897, S. 2) die unserer „Sphäre" entsprechende „Kernhaube" bei Blatta als ein Gebilde, das „zahlreiche, ziemlich ansehnliche Körner enthält, welche in der lebenden Zelle sehr deutlich hervortreten, während das übrige Cytoplasma von Körnern relativ ganz frei ist." Anders liegt aber die Sache bei Säugern (Ratte, Katze, Meerschweinchen, Igel, Mensch): die Sphäre lässt hier keinen körnigen, sondern einen homogenen Bau erkennen, und deshalb könnte ich mich auch nicht der v. Erlanger'schen Terminologie anschliessen, in der die „Sphäre" als „Centrodeutoplasma" bezeichnet wird — offenbar wegen der Aehnlichkeit der körnigen Sphäre der Wirbellosen mit dem körnigen Deutoplasma mancher Eizellen.

Aus den weiteren Mittheilungen wird hervorgehen, dass die Sphäre später in Spermatiden eine grosse Rolle zu spielen berufen ist bei der Bildung der Appendiculargebilde am vorderen Ende des Samenfadenkopfes. Hierin scheint mir der Schlüssel zu liegen für ein Verständniss der Bedeutung der „Sphäre". Ich bin der Meinung, dass man sie nicht von einem allgemeinen Standpunkte aus aufzufassen, sondern schon von den ersten Stadien ihrer Entstehung an als eine besondere Differenzirung des Zellplasmas zu betrachten hat, die schon in Beziehung steht zu dem merkwürdigen Umwandlungsvorgang der Spermatiden zu Spermatozoen, gewissermaassen die erste Anlage gewisser Theile des Spermatozoenkopfes bildend. In dieser Ansicht werde ich namentlich sehr bestärkt durch die Beobachtung, dass die Sphäre in den Spermatocyten des Meerschweinchens, bei dem ja bekanntlich jene accessorischen Gebilde am vorderen Pol des Spermatozoenkopfes eine so aussergewöhnlich starke Entwicklung erreichen, besonders umfangreich (5—6 μ gross) und auffallend scharf begrenzt ist; es zeigt sich hier also schon ein gewisser Parallelismus zwischen der Mächtigkeit der „Kopfkappe", des „Akrosomas" und der der Spermatocytensphäre.

Wäre unsere „Sphäre" gleichwerthig mit der van Beneden-M. Heidenhain'schen „Attractionssphäre" oder mit Boveri's Archiplasma, so müsste sich dies namentlich bei der mitotischen Theilung, der die Spermatocyten zuletzt unterliegen, durch ein bestimmtes Verhalten kundgeben. Die Sphäre müsste entweder spurlos verschwinden, in den Polstrahlungen aufgehen, oder aber sie müsste sich Hand in Hand mit dem der Theilung vor ausgehenden Auseinanderweichen der Centrosomen in zwei gleiche Sphären theilen, die dann die Centrosomen auf ihrer Wanderung nach den Spindelpolen hin begleiten, für diese nach wie vor eine Umhüllung bildend. Keine aber von diesen beiden Voraussetzungen trifft zu. Ich habe in dieser Beziehung folgendes Verhalten feststellen können. Wenn sich der Kern der grossen Spermatocyten zur Theilung anschickt, so findet man, dass die Centrosomen aus der Sphäre herauswandern; sie weichen auseinander und man findet sie dann nackt, ohne jede Sphärenumhüllung, an den Polen der Spindel. Wider alles Erwarten schwindet die alte, von ihren Centrosomen verlassene Sphäre nicht sofort, sondern lässt sich noch in ungetheiltem Zustande als ein etwas geschrumpfter,

noch immer lebhaft färbbarer Körper seitlich neben der Spindel nachweisen während der ganzen Phase der Spindelbildung und auch der Aequatorialplatte; erst mit dem Beginn der Metakinese entzieht sie sich dem Blicke, offenbar durch Auflösung und gleichmässige Vertheilung ihrer Substanz auf das ganze Cytoplasma der sich theilenden Zelle; muss sich doch ihre Substanz in gleicher Menge in den beiden Theilungshälften der Zelle finden, da sie sich doch in den Tochterzellen zu je einer neuen Sphäre zu reconstruiren hat. Die Nachweisbarkeit der Sphäre während der ersten Stadien der Spermatocytentheilung war bisher, wie ich sehe, nicht bekannt. Die Sphäre stellt sich jetzt freilich, wie in den Fig. 11 und 12, immer in etwas reducirtem Zustande dar; auch hat sie ihre frühere regelmässige Kugelform eingebüsst, ist bald in die Länge gezogen, bald eingebuchtet, manchmal auch in mehrere Stücke zerfallen, zeigt nunmehr unregelmässige Ränder und in ihrem Innern Ungleichmässigkeiten — all dieses weist schon auf ihre bald erfolgende Auflösung hin, aber nachweisbar bleibt sie noch immer, so lange, bis die Tochterchromosomen nicht auseinanderzuweichen beginnen. — Dabei zeigt der Sphärenrest in der Mehrzahl der sich zur Theilung anschickenden Zelle eine bestimmte Lagerung. Wir finden ihn nämlich mit auffallender Häufigkeit weder dem Spindelpol, noch dem Aequator entsprechend gelagert, welch letztere Lage eigentlich die naturgemässe wäre, sondern in einer Mittelstellung, seitlich neben dem einen der Spindelpole, gewöhnlich fast ganz an die Peripherie gerückt. Vorausgesetzt also, dass die Sphäre keinen Ortswechsel erfahren hat, sondern an der Stelle ihres früheren Sitzes geblieben ist, müsste man annehmen, dass sich die Spindelachse und somit auch die Achse der sich theilenden Zelle zu der früheren Zellachse unter einem Winkel von etwa 45° verhält. Freilich kann hier von einer strengen Gesetzmässigkeit wieder nicht die Rede sein, denn es lassen sich auch Fälle beobachten, wo der Spindelrest eine polare oder äquatoriale Lage aufweist.

Mit der Auflösung des Gebildes ist die erste Etappe in der Geschichte der „Sphäre“ zum Abschluss gekommen. Sie hat damit ihre Rolle durchaus noch nicht ausgespielt. Sobald die erste Mitose der Spermatocyten vollzogen ist und als erste Generation von Tochterzellen die v. Ebner'schen Zellen er-

scheinen, sehen wir die Sphäre in diesen wieder auftauchen, in ihrer charakteristischen Kugelform, wie früher, in der Nachbarschaft des Kernes gelegen, nur um ein Geringes kleiner als in den Spermatocyten I. Ordnung. Auf welche Weise sie sich hier von Neuem gebildet hat, blieb mir unklar; offenbar geht der Vorgang ihrer Reconstitution sehr rasch vor sich. Bei der zweiten Spermatocytentheilung verhält sie sich genau so, wie bei der ersten. Auch hier gelingt es, den Sphärenrest in den ersten Phasen der Mitose, bis zu dem Eintritt der Metakinese, nachzuweisen. Auch hier verschwindet sie aber dann, um in den Tochterzellen der zweiten Theilung, der Spermatiden, wieder zu erscheinen. Ihr Verhalten in diesen, ihre Endschicksale, sollen später den Gegenstand einer besonderen Betrachtung bilden.

Zum Schlusse mögen hier einige historische Bemerkungen über die Sphäre in den Spermatocyten der Säugethiere Platz finden. Einer der ersten, der die Sphäre in den Spermatocyten (nicht in den Spermatiden!) gesehen hat, ist unstreitig Renson. Auf S. 304 seiner Arbeit (1882) findet sich die Angabe, dass in den Spermatocyten der Ratte neben dem Kern ein stark lichtbrechender, unregelmässiger Körper liege, der sich mit Pikrokarmin nicht färbe und konstant zu sein scheine. Auf S. 317 benennt Renson dieses Gebilde, das er hier als eine „granulation foncée" schildert, als „corpuscule accessoire". Fig. 1—2 lassen, wie unvollkommen sie auch seien, keinen Zweifel darüber, dass dieses accessorische Körperchen wirklich der Sphäre entspricht.

Der erste, der annähernd zutreffende Abbildungen der Spermatocytensphäre gab, war wohl H. Brown (1885); seine Zeichnungen und Angaben beruhen auf der Anwendung der Goldmethode, die, wie es scheint, zur Darstellung der Differenzirungen im Cytoplasma der Zellen der Samenkanälchen nicht ungünstig ist. Brown giebt an (S. 347), dass es ihm gelungen sei, das Gebilde sogar schon in den Spermatogonien (wahrscheinlich sind hier unsere „Uebergangsspermatogonien" gemeint) nachzuweisen, wo es aber etwas kleiner sei als in den Spermatocyten. Während der Mitose dieser letzteren scheint es, als ob das accessorische Körperchen in mehrere Stücke zerfiele. In den Spermatiden taucht aber ein neues accessorisches Körperchen auf und Brown stellt es schon als möglich hin, dass sich dieses Körperchen aus den Resten des früheren accessorischen Körperchens bilde.

Es kann nicht fraglich sein, dass auch Hermann (1889) die Sphäre in den Spermatocyten der Maus gesehen hat. Indessen ist die Schilderung, die Hermann davon giebt, nicht zutreffend. Hermann lässt (S. 76) die „Sphäre", die er als „Nebenkern" bezeichnet, in den vollständig ausgebildeten Spermatocyten aus zwei Bestandtheilen bestehen: „einem ovalen farblosen Körperchen und einem demselben an irgend einer Stelle, meist an einem der Pole ansitzenden, durch Gentiana

violett tingiblen Knöpfchen". Diese Angabe steht in vollkommenem Widerspruch sowohl mit meinen eigenen Befunden wie mit denjenigen Niessing's; ein solcher Aufbau der Sphäre ist mir nie vor die Augen gekommen. Bei der Betrachtung der Fig. 30 Hermann's, der einzigen, die eine Spermatocyte von der Maus mit dem „Nebenkern" darstellt, erblicken wir ein blasses, durchaus nicht farbloses, sondern braun tingirtes ovales Körperchen in der Nähe des Kerns, das seinem ganzen Aussehen nach der Sphäre zu entsprechen scheint. Unweit davon aber bildet Hermann noch ein viel kleineres, intensiv blau gefärbtes Körnchen ab. Zunächst fällt schon auf, dass dieses Körnchen, das nach Hermann einen Theil des „Nebenkerns" bilden soll, mit dem anderen Theil desselben, der blassen Kugel, gar nicht in direkter Berührung steht, sondern durch einen deutlichen Zwischenraum davon getrennt ist, so dass man fragen muss, weshalb denn Hermann diese zwei selbständigen Dinge zu einem Gebilde zusammenfasst. — Ich muss die Existenz eines solchen Körnchens, wenigstens als eines constant in solch typischer Lagerung befindlichen Gebildes, entschieden bezweifeln, wenigstens für die von mir untersuchten Thiere (Ratte u. s. w.). Am wahrscheinlichsten scheint mir noch, dass bei dem Hermann'schen Körnchen ein „chromatoides Nebenkörperchen" im Spiele war, wie es im Cytoplasma der Spermatocyten bald allein, bald in der Zwei- oder Dreizahl fast regelmässig vorkommt (s. weiter unten). Indessen zeigt dieses Körperchen keine regelmässigen Lagebeziehungen zur Sphäre, und wenn es so nahe zu ihr liegt wie auf der Hermann'schen Figur, was ja gelegentlich vorkommen mag, so kann es sich bloss um einen Zufall handeln. — Auch eine zweite Angabe Hermann's (S. 78) muss auf Widerspruch stossen. Hermann sagt, dass der Nebenkern in jener Stufe der Spermatocyten, bei der das Chromatin im Kern bereits in Form von Ringen angeordnet ist — das wären also unsere „grossen Spermatocyten" — spurlos verschwunden ist. Ich habe aber gefunden, dass die Sphäre bei der Ratte gerade in diesen Zellen den Gipfelpunkt ihrer Entwicklung erreicht. Hermann's Angabe dürfte sich übrigens daraus erklären, dass die von ihm hauptsächlich angewandte Färbungsmethode, die Safranin-Gentianafärbung, zur Darstellung der Sphäre nicht besonders günstig ist. — Auch die Hypothese, die Hermann über die Entstehung der Sphäre ausspricht (S. 87), dass sie nämlich aus dem Kern „herausgeschleudert wird", ist wohl als missglückt zu bezeichnen.

Benda (1891) stellte die Sphäre, die er Archiplasma nennt, in den Spermatocyten von verschiedenen Säugethieren mit seiner schon eingangs erwähnten Doppelfärbung dar und bemerkt ganz richtig, dass der „chromatoide Nebenkörper" zu diesem Archiplasma keine constanten Beziehungen erkennen lässt. Bei den Theilungen der Spermatocyten, aus denen die Spermatiden hervorgehen, verschwindet das Archiplasma als gesonderter Zelltheil; in den neugebildeten Spermatiden aber (die Benda merkwürdigerweise auch noch Spermatocyten nennt) taucht das Gebilde neben dem Kern sofort wieder auf.

Die erste ganz ausführliche Beschreibung der Sphäre in den Spermatocyten der Säuger hat ohne Frage Niessing gegeben. Inwiefern meine eigenen Befunde mit den seinigen übereinstimmen, inwieweit sie von ihnen abweichen, wurde schon oben auseinandergesetzt.

Die Veränderungen des Kerns von den Spermatogonien an bis zur Spermatocytentheilung.

Indem wir die Veränderungen ins Auge fassen wollen, die die Kerne der Zellen der Samenkanälchen bis zur Spermatocytentheilung erfahren, ist es selbstverständlich, dass wir von den Spermatogonien auszugehen haben, die ja nichts anderes darstellen als die vollkommene Ruheform der Zellen, die, in verschiedenen Stadien der Spirembildung begriffen, uns als Spermatocyten entgegentreten.

Die Spermatogonien (Fig. 6) sind bei der Ratte ausserordentlich klein[1]), daher die Structur des Kerns schwer zu ergründen ist. Der Kern ist im absoluten Ruhezustand von elliptischer, seltener von rundlicher Form und erscheint der Membr. propria oft dicht angedrückt, immer aber liegt er mehr oder weniger parallel mit ihr. Er ist sehr dicht structurirt, ausgefüllt von einem stark färbbaren Inhalt, wodurch er schon bei schwacher Vergrösserung lebhaft hervortritt. Bei manchen Kernen — besonders der kleineren, rundlichen Form — ist diese Chromofilie so gross, dass der Kern geradezu eine tintenartige Färbung annimmt und Structureinzelheiten gar nicht erkennen lässt. In der Regel ist dies aber nicht der Fall, der Kern weist vielmehr eine scheckige Zeichnung auf. Dieses Bild ist hervorgerufen durch derbe dunkle Massen, die theils in Form von groben Klumpen und von diesen ausgehenden Balken in inneren Theilen des Kernes liegen, theils krustenartig, aber niemals ganz zusammenhängend, der Innenfläche der Kernmembran angelagert sind. Durch gewisse Doppelfärbungen gelingt es nachzuweisen, dass diese Klumpen nicht alle Chromatinmassen sind, sondern dass einige (2—3) davon die Bedeutung von wahren Kernkörperchen haben. Auch die Eisenhämatoxylinfärbung ist geeignet,

1) Bei dem Kater sind sie bedeutend grösser, ja einzelne davon wachsen zu solchem Umfange heran, dass sie die grössten Zellen in den Samenkanälchen bilden.

diese Nucleolen isolirt zur Ansicht zu bringen, wenn man die Entfärbung recht weit treibt, indem dabei in den fraglichen Kernen Alles die Färbung einbüsst bis auf eben die 2—3 Kernkörperchen, die sich, wie auch anderweitig, durch grosse Zähigkeit bei der Abgabe des Farbstoffes auszeichnen. Was zwischen den Chromatinbrocken und Nucleolen liegt, ist wegen der dunklen Färbung nur schwer analysirbar; nur undeutlich macht sich ab und zu eine fädig-körnige Structur bemerkbar. Oft gelingt es übrigens, den oder die Kernkörperchen bei genauer Untersuchung auch ohne färberische Differenzirung, schon durch die streng runde Form inmitten der mehr unregelmässig geformten Chromatinklumpen zu erkennen.

Hier erscheint also die chromatische Substanz noch in vielen Theilstücken angeordnet, nirgends zu zusammenhängenden Fadenbildungen zusammengefügt. Ziemlich rasch vollzieht sich aber ein derartiger Vorgang; denn in den kleinen „Uebergangsspermatogonien" liegt schon ein wohlentwickeltes Spirem vor, allerdings von solcher Dichtigkeit und von solcher Feinheit der Fäden, dass die Frage, ob der Knäuel von einem einzigen oder von mehreren Fäden gebildet wird, unbeantwortet bleiben muss. An den gewöhnlichen Schnitten tritt uns der Knäuel fast in der Dichtigkeit eines Filzes entgegen; auf sehr dünnen sehen wir das Fadengewirr in minimale Bruchstücke zertheilt und jetzt erscheint der Kernraum wie von einem Gitter mit ungleichmässigen Maschen durchzogen. Schon jetzt gelingt der Nachweis, dass die Fäden jedenfalls nicht durch Querbrücken mit einander verbunden, sondern selbständig gegen einander abgegrenzt sind, ebenso wie dass sie aus einer Grundmasse und aus feinen Mikrosomen bestehen. Der Knäuel zeigt eine streng runde Form. Eingebettet zwischen die Fäden erkennt man mit Hülfe passender Färbungen die kleinen Nucleolen. Die Kernmembran ist bereits sehr undeutlich geworden, doch kann man sie noch nachweisen.

Wie ist nun aus dem Bilde des ruhenden Kerns das Spirem entstanden? Durch sehr genaue Prüfung vieler hierher gehöriger Kerne glaube ich Anhaltspunkte dafür gewonnen zu haben, dass zwischen den beiden Zuständen ein Zwischenstadium liegt, bei dem sich der Kern durch eine durchgehends feinkörnige Structur auszeichnet; daraus würde also hervorgehen, dass sich jener Vorgang in der Weise vollzieht, dass die gröberen Chromatin-

schollen in kleine Mikrosomen zerfallen, die, zunächst diffus über den ganzen Kern ausgestreut, sich allmählich reihenweise hinter einander aufstellen und, durch eine anders beschaffene, blasser färbbare Substanz, das „Linin", mit einander verbunden, den chromatischen Fadenknäuel bilden. Die Zellen, die ich meine, hat schon Brown gesehen (1885); sie finden sich in seiner Arbeit unter dem Namen „spore cells" beschrieben; doch ist die Deutung Brown's eine andere, indem er diese Zellen gerade umgekehrt für die vollkommen ruhenden, unveränderten Stammspermatogonien hält, in der gewöhnlichen Form der Spermatogonien dagegen schon ein Umwandlungsprodukt dieser Elemente erblickt und sie demgemäss als „growing cells" bezeichnet. Ich halte diese Auffassung in Anbetracht des ganzen Habitus der betreffenden Kerne für verfehlt. Aus der Seltenheit der Brown'schen Zellform kann man schliessen, dass das betreffende Kernstadium mit grosser Schnelligkeit abläuft.

Die nächstfolgende Stufe, mit der die Zelle in das richtige Spermatocytenstadium, in die „Wachsthumsperiode", eintritt (Spermatocyten des 1. Bildes, „kleine Spermatocyten") kennzeichnet sich durch eine beginnende Vermehrung des Zellplasmas und was den Kern betrifft, durch eine mässige Auflockerung des Knäuels nebst Zunahme des Kernsaftes. Zugleich erscheint der chromatische Faden etwas verdickt; ob diese Verdickung auf einer wirklichen Substanzvermehrung oder zunächst nur auf einer Verkürzung des chromatischen Fadens beruht, lässt sich wohl kaum entscheiden. Noch immer aber haben wir es mit einem „dichten Knäuel" zu thun, noch immer ist über die feinere Constitution des Knäuels, über die Art seiner Aufwickelung nichts Bestimmtes auszusagen. In einem späteren Stadium erst, in dem der „mittleren Spermatocyten" (in Bild 3, Fig. 7 u. 8), lichtet sich das Dunkel; jetzt erst tritt der Kern in den Zustand des lockeren Spirems ein und bietet dadurch Angriffspunkte einer näheren Betrachtung. Wir haben einen gewöhnlich runden, seltener schwach ellipsoidischen Kern vor uns. Die Kernmembran ist noch immer erhalten, wenn auch nicht deutlicher als bei den Uebergangsspermatogonien. Der Knäuel zeigt nun einen bedeutend einfacheren Windungstypus; die Zahl der leicht gewundenen Schlingen ist mässig, sie liegen locker ausgebreitet vor dem Beschauer. Der ganze Ha-

bitus der Schlingen, ihr gegenseitiges Verhältniss muss den Eindruck hervorrufen, dass der Knäuel aus einem einzigen ungetheilten chromatischen Faden besteht, der durch seine schlingenförmigen Umbiegungen das Bild des Knäuels entstehen lässt. Noch suggestiver prägt sich die Einheitlichkeit des Fadens bei den Spermatocyten der Katze (Fig. 8) aus, indem die Zellen des entsprechenden Stadiums hier etwas grösser sind. Aber ganz sicher lässt sich die Frage, um die Wahrheit zu sagen, bei der Katze ebensowenig wie bei der Ratte entscheiden und zwar aus dem einfachen Grunde nicht, weil man an feineren Schnitten immer nur Durchschnitte des Kerninhaltes vor sich hat, an dickeren Schnitten dagegen eine Analyse des Spirems unmöglich ist. Auf alle Fälle könnte man nur eine sehr geringe Zahl von chromatischen Fäden zugeben. — In der Verlaufsweise der Schlingen sucht man vergeblich nach Gesetzmässigkeiten, wie sie etwa in dem Rabl'schen Schema aufgestellt sind; die Schlingen, deren Zahl nicht allzugross ist, laufen ziemlich ungezwungen durch den Kern, ihr Bestreben scheint nur darin zu liegen, sich in dem Kernraum — mit Ausnahme einer gleich zu erwähnenden Stelle — mehr oder weniger gleichmässig zu vertheilen. Letzteres möchte ich aus dem Grunde besonders betonen, weil es im Widerspruch steht mit einer Angabe Hermanns (1889, S. 78). Ich finde, dass sich das Spirem bei der Ratte, dem Meerschweinchen und der Katze, nicht nur, wie es Hermann für die Maus angiebt, an der Peripherie des Kernes ausbreitet, sondern dass es gleichmässig auch das Kerninnere durchzieht.

Ein bedeutender Unterschied gegen früher besteht darin, dass nun der chromatische Faden bedeutend dicker ist, vielleicht um das Doppelte und darüber, als früher, was möglicherweise auch hier mit seiner offenbaren Verkürzung zusammenhängt. Die Eisenhämatoxylinbilder gestatten nun noch viel klarer als vorhin einen Einblick in die innere Zusammensetzung des Kernfadens. Er besteht aus einer blässer gefärbten Grundsubstanz, dem Linin, und darein eingelagert aus Chromatinmikrosomen, die zumeist die Form rundlicher Körnchen aufweisen. Im Allgemeinen sind diese Chromatintheilchen breiter als das Lininband, das sie zusammenhält: daher das perlschnurartige Aussehen des ganzen Kernfadens. Die Anordnung der Mikrosomen ist durchaus keine gleichmässige, auch wechselt ihre Form und Grösse, daher kommt

es, dass die Breitendimensionen des Fadens von Stelle zu Stelle wechseln, während freilich im Ganzen die Fadendicke eine durchschnittlich gleiche ist. An Präparaten aus Osmiumgemischen zeigt der chromatische Faden merkwürdige zackige Conturen, ein Verhalten, das auch Meves in vielen Abbildungen seiner Arbeit wiedergiebt; ich kann nicht umhin, der Meinung Ausdruck zu geben, dass diese Form dem natürlichen Zustande nicht entspricht, dass vielmehr das Aussehen des Spirems an richtig fixirten Sublimatpräparaten, wo die Grenzen des Chromatinfadens im Allgemeinen etwas glatter, die durch die Chromatinmikrosomen bedingten Vorwölbungen mehr rundlich erscheinen, dem natürlichen Verhalten näher kommt.

Zwischen den Schlingen des chromatischen Fadens bemerkt man eine sehr geringe Menge einer gerinnselartigen, leichtkörnigen Masse, die sich mit sauren Farbstoffen blass darstellen lässt.

Nun besteht im Kern dieser Spermatocytenform noch ein merkwürdiges Verhalten, das, wenn auch schon da und dort angedeutet, die Aufmerksamkeit der Forscher bisher nicht in gehörigem Maasse auf sich gezogen hat. Die Windungen des Chromatinknäuels lassen bei den mittelgrossen Spermatocyten stets oder wenigstens sehr häufig eine bald kleinere, bald grössere Stelle an der Kernperipherie frei — sie kann so gross sein, dass sie fast der einen Hälfte des Kerns entspricht —, so dass also ein mit der Luftkammer des Hühnereies vergleichbarer Raum zu Stande kommt; gewöhnlich sieht man eine Schlinge quer an der freien Stelle vorbeiziehen. In dem Raume erblickt man nun stets einen 2—2,5 μ grossen, elliptischen, linsenförmigen Körper, bald der Kernmembran dicht angelagert, bald auch nicht ganz, aber immer mit der Oberfläche des Kerns parallel gestellt. Es ist nicht zu verwundern, dass diese so auffallende Anordnung bereits früheren Forschern aufgefallen war. Ich nenne v. Ebner, der sie auf S. 260 seiner Arbeit (1888) beschreibt. Bei v. Ebner aber ebenso wie auch bei Anderen figurirt das Gebilde immer als das Kernkörperchen. So lautet z. B. v. Ebner's Beschreibung folgendermaassen: „Während der Ausbildung des lockeren Knäuels . . . . ist fast immer ein durch seine Grösse ausgezeichnetes, färbbares Korn, das ebenfalls der Kernmembran anliegt (Kernkörperchen), zu sehen.“ Moore beschreibt das Gebilde (1896 S. 285) als „a curious secondary nucleolus“.

Auf Grund meiner eigenen Erfahrungen muss ich zum Schlusse kommen, dass die Richtigkeit dieser Deutung mindestens sehr fraglich ist. Was in mir hauptsächlich Zweifel an der Nucleolennatur des Intranuclearkörpers, wie ich das Gebilde mit einem impräjudicirlichen Namen nennen will, wachgerufen hat, das ist sein färberisches Verhalten. Untersucht man die Spermatocyten in diesem Stadium an Präparaten, die nach der Flemming'schen Dreifachmethode gefärbt sind, so erkennt man im Kern drei Farbentöne. Die chromatischen Schlingen sind blass-roth gefärbt, mit leicht bläulicher Beimischung. Der linsenförmige Körper erscheint noch viel schwächer tingirt; er weist nur den Hauch einer Rosafärbung auf, ohne bläulichen Nebenton. Inmitten dieser schwach tingirten Kernbestandtheile treten mit grosser Schärfe zwei oder drei mittelgrosse, kugelförmige Körper durch intensive, röthlich-violette Färbung hervor. Nach dem färberischen Verhalten, das man an allen anderen Zellkernen bei der in Rede stehenden Dreifachfärbung beobachtet, kann wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen, dass diese Gebilde die eigentlichen Nucleolen sind, umsomehr als sich schon von den Spermatogonien an die Nucleolen in dieser Form und Färbbarkeit verfolgen lassen. Zu dem Intranuclearkörper haben diese wahren Nucleolen nur insofern Beziehungen, als einer davon sehr oft in seiner unmittelbaren Nähe, oft auch in direkter Berührung damit gefunden wird. — Vielleicht noch überzeugendere Bilder aber liefert die Eisenhämatoxylinmethode. Bei einem bestimmten mittleren Grade der Differenzirung bekommt man ein merkwürdiges Bild: Die chromatischen Schlingen erscheinen vermöge ihrer dichtgedrängten Chromatinmikrosomen schwarz, noch intensiver schwarz gefärbt sind die Kügelchen, die wir soeben als die eigentlichen Nucleolen gekennzeichnet haben, der linsenförmige Körper dagegen präsentirt sich in blasser, hellgrauer Färbung; lässt man dann noch eine Erythrosin-Nachfärbung folgen, so nimmt er mit Vorliebe einen leicht röthlichen Ton an und tritt dadurch in noch lebhafteren Gegensatz zu dem Kernknäuel und den Nucleolen. Aber die Eisenhämatoxylinbilder vermitteln in einer zweiten Hinsicht neue Aufschlüsse über das Gebilde: sie zeigen, dass der Intranuclearkörper durchaus nicht von homogener Beschaffenheit ist, sondern dass er einen mehr oder weniger körnigen Bau aufweist. Diese schwarz

gefärbten Körnchen, die von etwas verschiedener Grösse sind, liegen hauptsächlich als Randmikrosomen auf der Oberfläche des Gebildes, ungleichmässig vertheilt, indessen scheinen sie auch öfters das Innere desselben zu durchsetzen; freilich ist hier immer die Möglichkeit zu berücksichtigen, dass bei einer Flächenansicht des Körpers die oberflächlich ausgebreiteten Körner als innere erscheinen. Ich habe das Verhalten des Gebildes in der Fig. 7 zur Ansicht gebracht.

Es seien also noch einmal die Momente hervorgehoben, die dagegen sprechen, dass der linsenförmige Intranuclearkörper ohne weiteres mit den Nucleolen in eine Reihe zu stellen sei. Vor allem kommt in Betracht, dass es gelingt, anderweitige Gebilde im Kern nachzuweisen, die ihrem ganzen färberischen Verhalten nach als Nucleolen aufgefasst werden müssen. Dann ist der körnige innere Bau zu berücksichtigen, wie er, wenigstens in dieser Form, bei den Nucleolen nie in die Erscheinung tritt. Auch die elliptische Gestalt des Gebildes wäre bei einem Kernkörperchen etwas Ungewöhnliches, ebenso wie die Lage und das Verhältniss zu den chromatischen Kernbestandtheilen. Schliesslich scheint mir das Verhalten bei der Eisenhämatoxylinfärbung bemerkenswerth; nach meinen bisherigen Erfahrungen zeichnet sich das Kernkörperchen bei dieser Färbung sonst immer gerade durch das hartnäckige Festhalten des Farbstoffes bei der Differenzirung aus.

Das ganze färberische Verhalten des Gebildes scheint mir darauf hinzuweisen, dass es aus denselben Bestandtheilen zusammengesetzt ist, aus denen sich der Kernfaden aufbaut, nämlich aus Linin und Chromatin, nur in anderer quantitativer Vertheilung, nämlich aus viel Linin, mit spärlichen eingestreuten Chromatinmikrosomen. Damit ist freilich über Herkunft und Bestimmung des Gebildes noch nichts ausgesagt; leider war es mir nicht möglich, über diese Fragen zu einer bestimmten Anschauung zu gelangen. Der Umstand, dass sich der Intranuclearkörper schon auf der nächsten Spermatocytenstufe nicht mehr nachweisen lässt, sowie dass er nicht bei allen Säugethieren vorhanden zu sein scheint (so habe ich ihn z. B. bei der Katze vergeblich gesucht), spricht gegen eine grössere funktionelle Bedeutung. Da er sich gerade nur bei den „mittelgrossen Spermatocyten“ findet, könnte man seine Gegenwart nur mit einem

Vorgang in Zusammenhang bringen, der speciell nur diesem Stadium des Kerns eigenthümlich ist, oder sich im unmittelbaren Anschluss an dieses Stadium einzuleiten pflegt. Einen solchen Vorgang kann man in der unmittelbar nach diesem Stadium einsetzenden Quertrennung und Längsspaltung des chromatischen Fadens und der damit verknüpften „Chromosomenreduction" erblicken; es würde sich demgemäss um eine einleitende Erscheinung zu diesen Vorgängen handeln. Welche Rolle aber dabei dem sich an die Kernmembran zurückziehenden Intranuclearkörper zufallen mag, entzieht sich vollkommen unserer Beurtheilung.

Besondere Beachtung wandte ich der Frage zu, ob sich in der Lage des Gebildes irgendwelche Gesetzmässigkeiten aussprechen. Es kam namentlich in Betracht die Möglichkeit eines regelmässigen Lageverhältnisses einerseits zur Kanalwand oder zum Lumen, andererseits zu innerhalb der Zelle gelegenen anderweitigen Gebilden, speciell der „Sphäre". Auf Grund ausgedehnter Prüfungen kann ich behaupten, dass nach beiden Richtungen hin jede Constanz der Lagerung fehlt. Das Gebilde kann an welcher Stelle immer der Kernperipherie gelagert sein und kann zur Sphäre in einem beliebigen Lageverhältniss stehen.

Während die Zellen nun allmählich zu den „grossen Spermatocyten" heranwachsen (Fig. 9 und 10), unterliegen auch ihre Kerne eingreifenden Veränderungen. Diese lassen sich stellenweise sehr schön in ihrem continuirlichen Zustandekommen verfolgen, indem man manchmal nebeneinander alle Uebergangsstadien vorfindet; einzelne Punkte des Vorganges blieben trotzdem, wie es sich zeigen wird, etwas schleierhaft.

Vor allem ist die bedeutende Vergrösserung des Kerns hervorzuheben; sie ist in erster Linie auf eine Vermehrung des „Kernsaftes" zurückzuführen. Die Vergrösserung ist continuirlich bis zu dem Punkte, wo die Kernmembran sich aufzulösen, die Spindel sich zu bilden beginnt, kurzum bis die eigentlichen mitotischen Vorgänge einsetzen.

In den grossen Spermatocyten zeigt der Kern in dem 24 bis 30 μ langen Zellkörper eine Länge von 10 bis 14 μ. Wenn wir also zurückblicken auf den Ausgangspunkt der Spermatocyten, auf die kleinen Spermatogonien mit ihrem runden Kern, dessen Durchmesser 5 bis 7 μ beträgt, so darf man sagen, dass der

Kern mindestens auf das Doppelte seiner ursprünglichen Grösse angewachsen ist. Merkwürdigerweise tritt auch vor ihrem Untergange die Kernmembran wieder lebhafter hervor, wovon man sich besonders an Hämalaunfärbungen überzeugen kann; vielleicht ist es gerade der Druck des vermehrten Kernsaftes, der durch die Nothwendigkeit eines grösseren Widerstandes die Verstärkung der Membran veranlasst.

Zwei Veränderungen spielen sich beim Eintritt der Zelle in diese Phase am chromatischen Fadenknäuel des Kerns ab: eine Quertheilung und eine Längsspaltung. Ueber das gegenseitige zeitliche Verhältniss dieser beiden Vorgänge habe ich durch direkte Beobachtung trotz grösster Aufmerksamkeit nichts Bestimmtes feststellen können. Aber nach der ganzen Sachlage scheint es mir weitaus wahrscheinlicher, dass die Quertheilung der Längsspaltung vorausgeht. Wahrscheinlich aber erfolgen beide Vorgänge nicht wie auf je ein Commando, nicht etwa so, dass sich auf einmal alle Quertrennungen, dann auf einmal alle Längsspaltungen vollziehen, sondern mehr allmählich und unregelmässig, d. h. es kann die Längsspaltung an einem bereits von dem Gesammtfaden abgetrennten Chromosom schon eingetreten sein, während sich noch die anderen Chromosomen gar nicht aus dem einheitlichen Faden abgegliedert haben. Hierher gehörige Beobachtungen habe ich ab und zu machen können.

Die Thatsache der Längsspaltung erkennt man unschwer an dem Vorhandensein von dicht beieinander liegenden dünnen Parallelfäden, die allmählich an Stelle des einheitlich dicken chromatischen Fadens treten. Aber ein merkwürdiges Verhalten kommt nun an diesen Parallelfäden zum Ausdruck; verfolgt man sie in ihrem Verlaufe nach beiden Seiten hin, so erkennt man, dass sie keine freien Enden haben, sondern schlingenförmig in einander übergehen. Wir haben also die zuerst von van Beneden (1883) an den Eizellen von Ascaris megalocephala kurz angedeutete, dann von Flemming (1887) bei der Spermatocytentheilung von Salamandra ausführlich beschriebene Erscheinung vor uns, dass die aus der Längsspaltung der chromatischen Segmente hervorgegangenen Tochterchromosomen sich nicht vollkommen von einander trennen, sondern an den Enden mit einander in continuirlicher Verbindung bleiben, ohne dass man an den betreffenden Stellen die Spur einer Trennung wahrnehmen könnte. Diese Art

der Darstellung hat freilich die Annahme zur Voraussetzung, dass die Quertrennung des chromatischen Fadens der Längsspaltung zeitlich vorausgeht. Sollte die Sache aber umgekehrt liegen, d. h. zuerst die Längsspaltung und dann erst die Quertrennung erfolgen, so müsste an ihre Stelle eine andere, schon von Flemming als Möglichkeit hingestellte Auffassung treten, diejenige nämlich, dass sich die freien Endspitzen der Schwesterchromosomen erst secundär wieder mit einander verbinden. — Nach der ganzen Sachlage scheint mir aber die erstere Auffassung wahrscheinlicher. Die ringförmigen „doppelwerthigen" Chromosomen sind schon von Hermann (1889) im Hoden der Maus beobachtet worden; es ist dies wohl die erste Beschreibung dieses Verhaltens bei einem Säugethier.

Wir sehen also anfangs lange, schmale Streifen, manchmal so lang, dass sie den Kern seiner ganzen Länge nach durchsetzen; häufiger kommt aber eine mehr oder weniger quere Lagerung der Reifen in dem in der Regel schwach ellipsoidischen Kern vor. Verdrehungen der Reifen sind nicht selten, wodurch Achterfiguren oder noch unregelmässigere Formen zu Stande kommen. Die beiden Schenkel des Reifens oder der Schlinge laufen anfangs ganz parallel mit einander, durch einen sehr engen Spalt von einander getrennt; sehr bald ändert sich aber dieses Verhalten, indem sie allmählich auseinander zu weichen, einen bogenförmigen Verlauf anzunehmen beginnen, so dass sich die Form des Gebildes allmählich einer Ringform nähert. Jetzt erkennt man auch aufs Deutlichste, dass die Chromosomen mindestens um die Hälfte dünner sind, als der chromatische Faden der mittelgrossen Spermatocyten; auch die Chromatineinlagerungen des Lininfadens präsentiren sich jetzt mehr unter dem Bilde unregelmässiger Schollen als unter dem regelmässiger Mikrosomen. — Hand in Hand mit der Umgestaltung der Reifen zu einem vollkommenen Ringe greift ein zweiter Vorgang Platz: die concentrische Verengerung des Ringes mit gleichzeitiger Verdickung des ihn bildenden Chromosomenpaares, eine Erscheinung, die der Verkürzung und Verdickung der Chromosomen bei der homoeotypischen Theilungsform entspricht. Wodurch die Verengerung des Ringes zu Stande kommt, lässt sich nicht sicher entscheiden, doch darf man aus der Thatsache, dass man die Chromatinkügelchen an Zahl allmählich abnehmen sieht, schliessen,

dass der Vorgang durch den Austritt eines Theiles des Linins und durch die Verschmelzung der Chromatintheile der Chromosomen bewirkt wird.

Noch eine weitere Erscheinung lässt sich gleichzeitig feststellen: die Ringe wandern alle nach der Peripherie des Kerns und man findet sie zuletzt alle der Kernmembran auf der Innenseite flach aufgedrückt, während das Innere des Kernes ganz von den achromatischen Kernbestandtheilen eingenommen wird. Diese peripherische Verlagerung der Chromosomen hat auch Moore neuerdings (1895) bei Selachiern betont und seine Wahrnehmungen stehen mit den meinigen auch insofern in Uebereinstimmung, als auch er die Wanderung erst gegen das Ende dieser Periode, erst wenn die Ringe bereits in fertigem Zustande vorliegen, eintreten lässt. Vergl. S. 288 „The ring chromosomes, when fully formed, become dispersed over the nuclear periphery."

Das Einschrumpfen der Ringe nimmt nun mehr und mehr zu, so dass wir zuletzt (Fig. 10) die meisten davon zu kleinen klumpigen Gebilden umgeformt sehen, an denen kaum mehr ein centrales Lumen wahrzunehmen ist.

All' die Veränderungen, die hier als zeitlich vor sich gehend geschildert wurden, lassen sich manchmal in räumlichem Nebeneinander an den Chromosomenringen ein und desselben Kerns beobachten. Die einzelnen Ringe desselben Kerns verhalten sich nämlich in dieser Beziehung ganz unabhängig von einander, zeigen gegen einander starke zeitliche Verschiebungen, so dass man z. B. in demselben Kern oft neben noch ganz schmalen, langen Schlingen schon ganz zusammengeschrumpfte, fast lumenlose Ringe antreffen kann. Nur die allerletzten Stadien, die Kerne derjenigen Zellen, die man unmittelbar neben den Mitosen als ihre letzten Vorstadien findet, zeigen wieder ein gleichmässiges Verhalten, indem zuletzt alle Ringe früher oder später einen stark reducirten Zustand erreichen. Solche Kerne bieten ein recht typisches Aussehen dar: der Kern hat zuletzt noch unmittelbar vor dem Eintritt der Spindelbildung durch Aufnahme von Kernsaft beträchtlich an Umfang zugenommen, er stellt eine grosse, helle Blase dar; an der Innenseite der noch immer nachweisbaren Kernmembran vertheilen sich in ziemlich gleichen Abständen, weit auseinander gerückt, die nun zumeist bis zur Lumenlosigkeit zusammengeschrumpften kleinen klumpenförmigen

Doppelchromosomen, ein Bild, das ich in Fig. 11 wiederzugeben bemüht war. Man erkennt daran auch die Gegenwart der Nucleolen, die sich bis unmittelbar zur Mitose unverändert erhalten.

Grosse Mühe habe ich auf die Frage verwendet, wie gross die Zahl der Chromosomen sei. Auf den ersten Blick sollte man meinen, dass es ein Leichtes sei, die ringförmigen Chromosomen, besonders wenn sie bereits geschrumpft und dadurch von einander besser isolirt sind, zu zählen. Und doch sind meine dahinzielenden Bemühungen nicht von einem ganz sicheren, mich selbst ganz befriedigenden Ergebniss gekrönt worden. Die Schwierigkeit liegt hauptsächlich daran, dass die feinen Schnitte, die man zur Untersuchung benutzen muss, nur Fragmente der Kerne zeigen, an dickeren Schnitten dagegen, an denen vielleicht die betreffenden Kerne in unaufgeschnittenem Zustande vorliegen, ein Einblick in den Bau dieser letzteren wegen der Uebereinanderlagerung der Chromosomen, Nucleolen u. s. w. nicht möglich ist. An den gewöhnlichen feinen Schnitten wird man neben den schönen, geschlossenen Ringen immer auch noch Fragmente von Chromosomen vorfinden, oft mehrere nebeneinander, von denen man nicht weiss, ob sie aus einem oder mehreren Ringen abgetrennt sind, überdies bleibt man darüber immer im Ungewissen, ob der Kerndurchschnitt alle Ringe des Kerns enthält oder nur einen Theil davon. Auch die oben erwähnten Verwickelungen und Verdrehungen der Chromosomenschleifen kompliciren das Bild. Trotz dieser Schwierigkeiten schien es mir anfangs, als hätte ich in der Zahl 8 die gewünschte Ziffer gefunden; alle die Zählungen, die ich vorgenommen hatte, leiteten mich anfangs zu dieser Zahl hin; noch weiter bestärkt wurde ich in meinem Vertrauen zu dieser Zahl, als ich in einer ebenfalls den Rattenhoden behandelnden Arbeit Moore's (1893), die ich erst nachträglich kennen lernte, dieselbe Zahl angegeben fand. Indessen häuften sich im Fortgange meiner Untersuchungen mehr und mehr die Verdachtsmomente, dass die Zahl 8 vielleicht zu niedrig gegriffen sei, und schliesslich sah ich mich zur Zahl 12 hingedrängt, die dann bis zum Abschluss meiner Untersuchungen Stand gehalten hat; mit absoluter Sicherheit indessen könnte ich auch diese Zahl nicht vertreten. Auf alle Fälle dürfen wir annehmen, dass die Zahl der Ringchromosomen die Hälfte der Chromosomenzahl in den gewöhnlichen somatischen Zellen ausmacht.

Ausser den Chromosomen findet man im Kern bis zuletzt ein oder zwei runde Kernkörperchen von mässiger Grösse. Man bekommt von ihnen sehr schöne differenzirte Färbungen mit der Doppelfärbung Safranin—Gentiana; lässt man den Alkohol bei der Differenzirung etwas stärker einwirken, so erscheinen die Chromosomen gerade nur schattenhaft angedeutet, in leicht röthlichem Ton, während die Nucleolen in röthlich violetter, satter Färbung lebhaft hervortreten. Auch sie zeigen zuletzt eine wandständige Lage; nicht selten findet man sie dicht nebeneinander. Einen weiteren Befund im Kernraum bilden kleinere Chromatinklümpchen in mässiger Zahl, gewissermaassen Abfälle des Chromatinfadens bei der Abgliederung der einzelnen Chromosomen daraus. Freilich ist hier die grösste Vorsicht geboten, damit man nicht etwa durch den Schnitt abgetrennte Theile der Chromosomen für derartige selbständige Chromatinreste hält. Ich habe alle Cautelen walten lassen, habe mich aber dabei von der Existenz dieser Chromatinfragmente doch überzeugt. Vielleicht bilden sie die Vorläufer der „Centralspindelkörperchen".

Als letzter Inhaltsbestandtheil der Kerne der grossen Spermatocyten ist eine in geringer Menge vorhandene, blasse, feinkörnige, sich mit Eosin, Erythrosin oder anderen sauren Anilinfarben leicht färbende Masse zu nennen, die theils zwischen den Chromosomen, theils auch im inneren Raum des Kerns bald fädig ausgesponnen, bald gerinnselartig angesammelt erscheint. Sie ist, wie gesagt, nur in sehr geringer Menge vorhanden.

Kehren wir auf einen Moment zu dem Zellkörper der Spermatocyten zurück. Es harrt da noch ein Bestandtheil der Beschreibung. An Eisenhämatoxylinpräparaten wird man im Cytoplasma der Spermatocyten nur selten 1—2 intensiv schwarz gefärbte, sehr auffallende Kügelchen vermissen, die immer viel grösser sind, als dass man sie etwa mit Centrosomen verwechseln könnte; sie haben den Umfang kleinerer Nucleolen. Aber auch mit anderen Färbungen, so z. B. mit Magentaroth, kann man sie sehr deutlich darstellen. Es handelt sich hier um die „chromatoiden Nebenkörper" Benda's. Benda spricht freilich nur von einem einzigen solchen Körper; auch lässt die kurze Mittheilung (1891), in der das Gebilde erwähnt wird, eine genauere Beschreibung desselben vermissen. Benda giebt nur soviel an, dass das Gebilde mit dem Centrosom und der Sphäre nichts zu thun hat, vielmehr

wahrscheinlich ein aus dem Kern isolirtes Chromosom darstellt, ferner dass es sich auch in Mitosen erhält und auch in den neugebildeten Spermatiden nachzuweisen ist. Etwas ausführlicher ging kürzlich Niessing (1896, S. 120) auf das Gebilde ein; er findet es als einen ungefähr die Grösse des Nucleolus zeigenden rundlichen oder ellipsoidischen Körper im Zellkörper der Spermatocyten in unbeständiger Lage; eine feinere innere Struktur vermochte er daran nicht zu erkennen. Die Herkunft des Gebildes blieb räthselhaft. Also auch bei Niessing figurirt ein einziges chromatoides Nebenkörperchen in den Spermatocyten. Schon früher aber (1893) hat Moore in den Spermatocyten der Ratte zwei Körperchen gesehen und auch abgebildet; er schildert sie als „small intensely chromatic extra-nuclear particles". — Auch ich finde, ebenso wie Moore, dass das Gebilde in den Spermatocyten der Ratte weitaus am häufigsten in der Zweizahl auftritt. Mit der Lage aber, die Moore in der seiner Arbeit einverleibten Abbildung den Körperchen zutheilt, kann ich mich nicht einverstanden erklären. Moore bildet sie in der Nähe des Kerns und zwar unweit von einander liegend ab. Ich finde, dass sie bei den grossen Spermatocyten nicht neben einander, sondern im Gegentheil weit auseinander, in die beiden Hälften der Zelle vertheilt, liegen, und zwar liegen sie nicht in der Nähe des Kerns, sondern mehr in die beiden Zellpole gerückt. Sie zeigen merkwürdigerweise oft eine regelmässige, symmetrische Lagerung, indem jedes davon in einem der Pole der länglichen Zelle liegt und zwar sehr häufig gerade in der Achse der Zelle. Man findet manchmal eine ganze Reihe von Spermatocyten neben einander, in denen die beiden chromatoiden Nebenkörperchen diese in Fig. 9 vergegenwärtigte typische Lage erkennen lassen. Diese Regelmässigkeit der Lagerung kommt ihnen übrigens nur in den grossen Spermatocyten zu; in den kleinen und mittelgrossen, wo man sie oft schon nachweisen kann, freilich noch als etwas kleinere Körnchen und oft nur in der Einzahl, lassen sie einen typischen Sitz vermissen. In den Spermatogonien fehlen sie; sie müssen sich also in den kleinen Spermatocyten gebildet haben. Wie erfolgt aber ihre Bildung? Zwei Möglichkeiten sind hier in Betracht zu ziehen: sie können sich direkt aus dem Cytoplasma herausdifferenzirt haben oder sie können aus dem Kerne hervorgegangen sein, wie dies Benda annimmt. Ihr färberisches Ver-

halten weist entschieden auf den Kern hin und zwar weniger auf dessen Chromatintheile als auf die Nucleolen. Während der Mitose bleiben sie, wie das schon Benda (1892) bemerkt, erhalten, und werden dann unter Zunahme an Umfang in die Tochterzellen übernommen, und zwar nunmehr einzeln in jede Spermatide. Dort werden wir dem chromatoiden Nebenkörper wieder begegnen.

Die Mitosen der Spermatocyten.

Im Allgemeinen sind die Spermatocyten der Säuger wegen ihrer relativen Kleinheit keine besonders günstigen Specimina für das Stadium der feineren Einzelheiten der Mitose. Es mag dies als Entschuldigung dienen, wenn das vorliegende Kapitel etwas kurz ausgefallen ist, wenn es sich unter Vermeidung allgemein-histologischer Auseinandersetzungen nur auf eine bündige Beschreibung der Bilder beschränkt, unter denen uns die verschiedenen Stadien der Mitose an den Spermatocyten der Ratte entgegentreten. Auch vereinfacht sich meine Aufgabe durch die Möglichkeit eines Hinweises auf die ausführlichen Darstellungen, die kürzlich Moore (1895) und Meves (1896) von der Spermatocytentheilung bei Selachiern und bei Salamandra gegeben haben. Denn in der Hauptsache liegt die Sache auch bei Säugern nicht anders als bei diesen. Ich war geradezu frappirt, als ich die Abbildungen der Moore'schen Arbeit erblickte; sie könnten, wenigstens die meisten davon, ohne weiteres vorliegendem Aufsatze als Illustrationen beigegeben werden.

Natürlich sind hier unter „Mitose" nur die Stadien von der Spindelbildung an gemeint, eigentlich gehören ja alle Formen der Spermatocyten, ja sogar schon die Uebergangsspermatogonien, in ihrer Eigenschaft als Spireme, in den Kreis der Mitose; indessen ist hier diese Beschränkung aus Gründen der Einfachheit des Ausdruckes geboten.

Auf S. 229 wurde bereits ausgeführt, dass wir eine zweimalige Theilung der Spermatocyten anzunehmen haben. Nach der ersten Theilung gelangt die Zelle zur vollkommenen Ruhe und stellt nun die v. Ebner'sche Zelle oder die Spermatocyte II. Ordnung dar. Es sind das (s. Fig. 5) verhältnissmässig grosse, eckige Zellen mit schönem, hellem, rundem Kern, der ein zierliches, lockeres Kerngerüst und an dessen Knotenpunkten eine Anzahl grösserer Chromatinschollen einschliesst; im Zellkörper

erblickt man eine wohl abgegrenzte runde Sphäre von nur ein wenig kleinerem Umfang als die der grossen Spermatocyten, sowie einen nunmehr in der Einzahl vorhandenen chromatoiden Nebenkörper. Die Ruhepause dieser Zellen ist jedenfalls nur von kurzer Dauer, auch muss ihr Uebergang aus dem Ruhezustand in den der Mitose sehr rasch erfolgen; denn niemals ist es mir gelungen, die einleitenden Stadien der Mitose, d. h. die der Auflösung der Kernmembran und der Spindelbildung hier zu Gesicht zu bekommen. Aus der zweiten Theilung erst gehen die richtigen Spermatiden hervor. Diese stellen sich zunächst als Zellen mit auffallend kleinem Kern dar, doch nimmt dieser bald etwas an Umfang zu. Die ganze zweite Theilung muss einen sehr raschen Verlauf nehmen; hieraus kann man sich mit v. Ebner erklären, dass man oft Ebner'sche Zellen mit Spermatiden untermischt findet, ohne dass Vertreter der dazwischen gelegenen zweiten Mitose zwischen ihnen oder auch nur in der Nähe zu finden wären. Die Theilung erscheint also an solchen Stellen vollkommen vollzogen, bevor sich eine zweite Generation von Ebner'schen Zellen zur Theilung angeschickt hätte.

In dem Verlauf des mitotischen Vorganges scheinen mir zwischen den beiden Mitosen, der ersten und der zweiten, keine principiellen Unterschiede zu bestehen; beide weichen etwas von den gewöhnlichen Typen der Mitose ab und schliessen sich mehr an die Form an, die Flemming (1887) bei der Spermatocytentheilung von Salamandra als heterotypische Varietät beschrieben hat. Vor allem möchte ich hervorheben, dass in der Zahl der Chromosomen ein Unterschied nicht nachweisbar ist. In zwei Punkten weichen die beiden Theilungen von einander ab: erstens sind bei der zweiten Theilung die Chromosomen etwas kleiner, mehr körnchenartig, so dass man annehmen darf, dass die Gesammtmasse des Chromatins hier beträchtlich geringer ist als bei der ersten Theilung. Ein noch auffallenderer Unterschied kommt in der verschiedenen Menge des Cytoplasmas bei den beiden Mitosenformen zum Ausdruck; bei den kleinen Mitosen steht die Quantität des Cytoplasmas nicht nur absolut, sondern auch relativ, d. h. im Verhältniss zur Grösse der Spindel und der ganzen karyokinetischen Figur weit hinter der bei der grossen Form zurück.

Wir hatten den Kern der grossen Spermatocyten verlassen

als eine grosse Blase, die als Inhalt viel Kernsaft, eine Anzahl ringförmiger, wandständiger, relativ kleiner doppelwerthiger Chromosomen, einige kleine Kernkörperchen, und schliesslich zwischen den Chromosomen eine spärliche fädig-körnige achromatische Zwischenmasse aufwies. Neben dem Kern lag im Protoplasma die grosse Sphäre, in eine Rinden- und Markschicht gegliedert. Die beiden Centrosomen fanden wir nicht mehr in der Mitte der Sphäre gelegen, sondern der Kernwand angedrückt und im Begriffe, sich allmählich von einander zu entfernen.

Der Vorgang nun, der für den Beobachter die „Mitose" einleitet, ist die plötzliche Auflösung der Kernmembran. Hierdurch muss sich natürlich ein grosser Theil des Kernsaftes in das Cytoplasma ergiessen und es mehr oder weniger durchtränken, und vielleicht kann man aus dieser Vermischung die plötzlich eintretende leicht granuläre Umwandlung und Aufhellung des Zellkörpers erklären.

Der Frage der Centralspindelbildung möchte ich ausweichen, da meine Präparate hierüber nichts Bestimmtes erkennen lassen. Nach den Beobachtungen von Moore an den Spermatocyten von Selachiern und denen von Hermann und Meves an denen von Salamandra darf man annehmen, dass sich zwischen den allmählich auseinanderweichenden Centrosomen eine kleine Centralspindel bildet, die, allmählich grösser werdend, in Folge der Wanderung der Centrosomen nach den Stellen der früheren Kernpole hin in den früheren Kernraum hineingelangt. Mir selbst ist es nicht gelungen, die Centralspindel in so frühen Stadien gut zu färben.

An dieser Stelle möchte ich nun den Faden meiner eigenen Beobachtungen wieder aufnehmen. Ich beginne mit einem Bilde — in Fig. 11 dargestellt —, dessen Verständniss mir anfangs einige Schwierigkeiten bereitete. Genau an der Stelle, wo früher der Kern lag, bemerkt man jetzt die zunächst noch etwas plumpe, bauchige Centralspindel; an ihren Polen gelingt es an der Hand der Eisenhämatoxylinfärbung leicht, die Centrosomen nachzuweisen als kugelförmige Gebilde, eines nur an jedem Pole. Es scheint aber, als ob die Centrosomen gegen früher gewachsen wären. Es ist also die Spindel gewissermaassen hineingedrängt in den früheren Kernraum, eine Vorstellung, der man sich um so leichter hingeben kann, als die Chromosomenringe zuletzt

eine ganz wandständige Lage innehatten und das Innere des Kerns sich als ein hauptsächlich vom Kernsaft ausgefüllter Hohlraum darstellte. Von den beiden Spindelpolen sieht man eine schöne Polstrahlung ausgehen, einzelne dieser Strahlen, gewöhnlich etwas schärfer ausgeprägt, scheinen als „Zugfasern" an die Chromosomen heranzutreten und sich mit ihnen zu verbinden. Die Chromosomen liegen zunächst noch durchaus nicht alle in regelmässiger Stellung am Aequator der Spindel. Einige davon nehmen schon diese typische Lagerung ein, aber immer finden sich noch welche, die frei im Cytoplasma liegen, gewissermaassen ihre frühere, ungezwungene Lagerung im Kern noch beibehaltend. Dadurch kommt jene Unregelmässigkeit des Bildes zu Stande, die für dieses „Umordnungsstadium" charakteristisch ist. Der Vorgang der Hinnöthigung der Chromosomen an die Centralspindel geht also nicht gleichzeitig an allen Chromosomenreifen vor sich; ja es kommt vor, dass man in einem Stadium, wo bereits alle Ringe am Spindeläquator sich zu einer schönen Aequatorialplatte an einander geordnet zeigen, seitlich von der Spindel, frei im Cytoplasma gelegen, noch ein renitentes Chromosom wahrnimmt. Auch läuft die Sache in einer anderen Beziehung nicht ganz glatt ab; die Ringe nehmen dabei oft recht unregelmässige Formen an, woraus man auf zwei Dinge schliessen kann: erstens, dass die Chromosomen bei ihrer Heranziehung an die Spindel wirklich einer mechanischen Einwirkung, nicht nur einem in bildlichem Sinn gemeinten, sondern einem wirklichen Zug unterworfen sein dürften; zweitens, dass sie von dehnbarer, zäher, aber doch elastischer Beschaffenheit sein müssen. Beide Schlüsse stimmen überein mit den Beobachtungen von Meves.

Zuletzt müssen natürlich aber alle Chromosomen dem Zwange nachgeben, und man hat nun das regelmässige Bild des „Aequatorialplattenstadiums" oder Monasters vor sich, sofern die Zelle in der Richtung der Theilungsaxe getroffen ist; am Querschnittsbilde der Zelle liegt insofern eine Abweichung von dem gewöhnlichen Bilde dieses Stadiums vor, als die Chromosomen niemals die schöne, weit offene kranzförmige Anordnung erkennen lassen, die sie sonst bei dieser Betrachtung darzubieten pflegen; ein centrales Lumen fehlt ganz oder ist gerade nur andeutungsweise vorhanden. Es haften hier also die Chromosomen den Fäden

der Centralspindel nicht nur oberflächlich an, sondern dringen auch zwischen den Fäden in den inneren Raum der Spindel hinein.

Das Stadium der Aequatorialplatte bezeichnet wohl eine kleine relative Verzögerung in dem Fortgang der Mitose, denn man begegnet dieser Form auffallend häufig, am häufigsten von allen Mitosenformen. Fig. 12 vergegenwärtigt dieses Stadium. Die sehr regelmässige Spindel erscheint jetzt gegenüber ihrem früheren Verhalten etwas in die Länge gestreckt; ihre Achse fällt in der Regel mit der Längsachse der auch auf dieser Stufe noch immer etwas länglichen Zelle zusammen, in der Regel, aber nicht immer, denn in seltenen Fällen sieht man sie schief oder gar quer zur Zellachse eingestellt, was man sich wohl so erklären kann, dass die schon in der Mitose begriffenen Zellen durch die Nachbarzellen comprimirt werden.

Die Spindelfasern treten sowohl an Eisenhämatoxylin- wie auch an anderweitigen (z. B. Hämalaun-Erythrosin-) Färbungen sehr deutlich als leicht körnige Streifen hervor und sind gar nicht so besonders zart; man zählt gewöhnlich 6—8 davon in jeder Spindelhälfte, doch bin ich weit davon entfernt, dies für die thatsächliche Zahl der Spindelfasern zu halten. Eine Unterscheidung von Centralspindel und Mantelfasern ist jetzt kaum mehr möglich; die ganze Spindel zeigt ein einheitlich streifiges Verhalten, und die Streifen scheinen mit den Chromosomen in der Mitte eine wirkliche Verschmelzung eingegangen zu sein. Ich möchte noch besonders betonen, dass auch die Zwischenmasse zwischen den Spindelfäden von einer besonderen Substanz gebildet sein muss; sie zeigt an Hämalaunfärbungen einen helleren, an Eisenhämatoxylinbildern einen ausgesprochen dunkleren Farbenton als das umgebende Cytoplasma; diesem Umstande ist zum grossen Theile das scharfe Hervortreten der Spindelfigur zuzuschreiben.

Die Chromosomen lassen in der Regel, sobald sie einmal mit der Spindel in Verbindung getreten sind, die Form von plumpen, kurzen Stäbchen erkennen von etwas verschiedener Grösse und oft auch Form. Manchmal sind es freilich eher kleine Spindeln, die an ihren zugespitzten Enden fast unmerklich in die mit ihnen verschmolzenen Spindelfäden übergehen. Dass diese Formen alle aus den Ringen durch concentrische Verengerung hervor-

gegangen sind, ergiebt sich schon aus den Verhältnissen der früheren Phasen, aber man kann sich davon in den ersten Phasen der Mitose leicht von Neuem überzeugen, indem bei den oben geschilderten Zerrungen, die die Chromosomen bei ihrer Heranziehung an die Spindel zu erleiden haben, die schon früher fast ausnahmslos lumenlos gewordenen Ringe oft wieder etwas ausgedehnt werden, um dann zuletzt doch wieder zu scheinbar massiven Stäbchen zusammenzuschrumpfen.

Zählen lassen sich die Chromosomen auch auf dieser Stufe nicht; es ist dies sogar noch viel weniger möglich, als bei den grossen Spermatocyten, da sie hier so dicht gedrängt liegen, dass man ihre Grenzen gegen einander oft kaum wahrnimmt; besonders ist dies der Fall an den Eisenhämatoxylinpräparaten, wo ihr Complex oft nur unter dem Bilde eines knorrigen schwarzen Querbalkens erscheint.

An den Polen der Spindel bemerkt man an Eisenhämatoxylinpräparaten als ziemlich in die Augen springende schwarze Körper die Centrosomen, immer in der Einzahl um diese Zeit. Manchmal sieht man die Spindelfasern sich direkt mit dem Centrosoma verbinden, häufiger ist aber ein anderes Verhalten, das darin besteht, dass das Centrosoma von einem kleinen hellen Hofe umgeben ist, von dessen Rande erst sowohl die Spindelfasern wie auch die Polstrahlen ausgehen (s. Fig. 12). Die Polstrahlung tritt an gelungenen Präparaten, besonders von dem in Sublimat-Alkohol-Eisessig fixirten Material, scharf hervor. Die Fasern scheinen wie von einer feinkörnigen Substanz gebildet zu sein und sind nicht gerade fein zu nennen; sie stehen in einigen Abständen von einander und verlaufen bald gestreckt, bald in bestimmter Weise leicht gebogen. In den Fig. 11, 12 u. 13 habe ich es versucht, die Polstrahlen, die ich je an einer Zelle durch sehr sorgfältige, oft wiederholte Beobachtung allmählich herausfinden konnte, darzustellen, wozu ich freilich bemerken muss, dass die Zeichnung sie etwas schärfer hervortreten lässt, als es in der Wirklichkeit der Fall war. Auf zwei Punkte möchte ich hier Gewicht legen: erstens, dass die Strahlen bestimmt bis zur Zellperipherie reichen, sich mit der etwas verdichteten Randschicht der Zelle verbindend, und zweitens, dass im Aequator der Zelle eine starke Ueberkreuzung der Fasern stattfindet, indem einige davon weit über die Mitte der Zelle hinausgehen, ja dank einem ein-

wärts gebogenen Verlaufe oft fast bis zum entgegengesetzten Zellpol hinübergreifen. Ich konnte mich von dieser Thatsache an zahlreichen Exemplaren überzeugen. Aehnliche Bilder mit sich kreuzenden Polstrahlen sind schon an den verschiedensten Zellgattungen in der Litteratur veröffentlicht worden; ich verweise z. B. auf die Bilder, die van der Stricht (1894) von den Mitosen der Eizellen von Thysanozoon Brocchi und auf die, die v. Kostanecki (1896) von der Zelltheilung bei Physa fontinalis gab. Nicht mit Unrecht wurde von R. Fick (1897, S. 107) kürzlich geltend gemacht, dass dieses Verhalten mit den Vorstellungen, die sich M. Heidenhain auf Grund seines Spannungsgesetzes von der Mechanik der Mitose gebildet hat, in Widerspruch steht. Die über den Aequator hinausreichenden Fibrillen müssten bei der Annahme einer Zugwirkung sämmtlicher Polradien den kürzeren Fasern gegenüber geradezu antagonistisch wirken, ja das Auseinanderweichen der Tochterzellen geradezu unmöglich machen. Man müsste da schon zu der etwas gezwungenen Erklärung greifen, dass die bis zum Aequator inserirenden Fasern Zugfasern, die darüber hinausgehenden im Gegentheil Propulsionsfasern seien, die durch ihr Längenwachsthum die Scheidung der Mutterzelle bewirken.

Noch immer erkennt man in diesem Stadium den in der geschilderten Weise seitlich liegenden Sphärenrest, doch fällt er nun allmählich einer Auflösung anheim. Jetzt ist der Augenblick der Trennung der Chromosomenhälften gekommen: die Metakinese beginnt. Der erste Akt dieses Vorganges muss in raschem Tempo vor sich gehen, denn die Bilder, die man sehen kann, zeigen die Tochterchromosomen in der Regel schon weit auseinanderliegend; es muss eine Art Auseinanderschnellen hier im Spiele sein. Auch bei diesem Trennungsprocess bewährt sich die schon oben hervorgehobene plastische Beschaffenheit der Masse, aus der die Chromosomen bestehen; denn die Trennung, die allem Anscheine nach durch einen Querriss der Chromosomen erfolgt, gelingt nicht bei allen mit derselben Leichtigkeit. Manche üben einen gewissen passiven Widerstand aus, indem sie sich sehr in die Länge dehnen, bevor sie in der Mitte zerreissen, wodurch wieder recht unregelmässige Bilder entstehen können.

Die vollkommen ausgebildeten Dyasterformen zeigen ein sehr typisches Verhalten, besonders dadurch, dass der zwischen

den beiden Tochtersternen gelegene Theil der Spindel eine merkwürdig plumpe, bauchige Form erkennen lässt. Die seitlichen Fibrillen bilden stark convexe Bogen, seltener ist es, dass sie unter Bildung eines stumpfen Winkels an den Seiten eckig hervortreten. Die Spindel hat nun ein helleres Aussehen, da ihre Fibrillen durch das tonnenförmige Anschwellen des ganzen Gebildes stärker auseinandergespreitzt sind. Sehr oft zeigen die Fasern einen leicht welligen Verlauf, doch liegt hier der Verdacht eines Kunstproduktes nahe. Niemals fehlen zwischen den Spindelfäden einige durch Eisenhämatoxylin schwarz färbbare Körnchen, v. Kostanecki's (1892) Centralspindelkörperchen, deren Herkunft nach der Ansicht Moore's und auch nach meiner eigenen in Zusammenhang gebracht werden muss mit den auf S. 259 in dem noch ruhenden Kern beschriebenen Chromatinfragmenten. Mit Resten der Sphäre, wie v. Kostanecki vermuthet, haben diese Körnchen wohl nichts zu thun. Die Spindelfäden sind jetzt wegen ihrer lockeren Anordnung der Beobachtung ausgezeichnet zugänglich; man kann hierbei an ihnen ein leicht körniges Verhalten konstatiren. Die Tochterchromosomen stellen sich als ganz kleine Stäbchen, noch häufiger als rundliche Körnchen dar; sie scheinen miteinander fast regelmässig mehr oder weniger verklumpt zu sein. Die beiden Pole der Spindelfigur sind jetzt bedeutend abgeflachter als vorhin; sie werden nun auch allmählich etwas unscheinbarer.

Von Pol zu Pol gemessen, hat die Spindel auf dieser Stufe an Länge zugenommen, und zwar in grösserem Maasse als die Zelle selbst; dies ist nur dadurch möglich geworden, dass eine Wanderung der Spindelpole mit ihren Centrosomen nach der Oberfläche der Zelle hin erfolgt ist. Bei der zweiten Spermatocytentheilung, bei der die Menge des Cytoplasmas viel geringer ist als bei der ersten, findet man die Spindelpole mit ihren Centrosomen fast immer in der Nähe der Oberfläche oder sogar direkt auf der Oberfläche gelegen; häufig ist dies aber hier schon im Monasterstadium der Fall (Fig. 15). Diese oberflächliche Lage der Centrosomen ist eine bemerkenswerthe Thatsache, auf die ich später noch Bezug zu nehmen haben werde. Ein „Polkegel" kann natürlich bei dieser Sachlage bei der zweiten Theilung jetzt nicht mehr vorhanden sein; aber auch bei der ersten, an Protoplasma reicheren Theilung vermissen wir eine solche; die Pol-

strahlung wird während der Metakinese überhaupt allmählich undeutlicher und scheint bald ganz zu schwinden.

Dies ist nun der Zeitpunkt, wo die Durchschnürung des Zellleibes beginnt. Der Einschnitt erfolgt bei der Ratte symmetrisch ringsum an der ganzen Peripherie des Zeläquators, nicht einseitig, wie es bei Salamandra nach den Angaben von Flemming (1887 S. 421) und Meves (1896 S. 51) der Fall ist. Die Furche schneidet allmählich circulär tiefer ein, was natürlich nicht ohne Einwirkung bleiben kann auf die plump aufgeblähte und dadurch sich dieser neuen Erscheinung sofort in den Weg stellende Spindel. Sie weicht vor der Trennungsfurche aus, indem sie im Aequator mehr und mehr zusammenschrumpft; bald sehen wir sie schon in der Form eines gleichbreiten Stranges von einem Tochterkern zum andern ziehen (Fig. 13), indessen dringt die Furche noch weiter vor, und nun wird sie in der Mitte ganz schmal, sodass sie nun im Ganzen eine ausgesprochen Sanduhr- oder Doppelkegelform annehmen muss, das gerade Gegentheil ihrer früheren Gestalt. Nun, sollte man meinen, müsse bald der Riss in der Mitte erfolgen. Dem ist aber nicht so; zuletzt findet die Spindel ihre Widerstandskraft wieder: sie lässt die Trennungsfurche des Zellplasmas ganz durchschneiden, ja die beiden Tochterzellen sogar ein wenig auseinanderweichen, ohne dass sie zerreissen würde. Sie legt jetzt eine grosse Zähigkeit an den Tag, indem sich ihr sehr verdünnter äquatorialer Theil eine Zeit lang noch als „Spindelbrücke“ (Fig. 14) zwischen den Tochterzellen erhält, oft auch noch zu einer Zeit, wo sich die Tochterkerne bereits so gut wie vollkommen reconstruirt haben. Die Spindelbrücke präsentirt sich als ein kleines spindelförmiges Gebilde; die Spindelform ist durch das niemals fehlende Flemming'sche Zwischenkörperchen, das in der Mitte der Bildung eine Anschwellung hervorruft, bedingt. Dieses Körperchen färbt sich in Eisenhämatoxylin äusserst lebhaft; allem Anscheine nach geht es aus den Mikrosomen der Spindelfäden hervor. Wir begegnen hier gewissermaassen der ersten Stufe jener Zähigkeit der Spindel, die uns bei Wirbellosen in so gesteigertem Maasse entgegentritt, und dort jene merkwürdigen Zellkoppeln (Zimmermann, Bolles Lee, v. Erlanger) und „echte Nebenkerne“ entstehen lässt. Bei der Ratte geht die Bildung zuletzt spurlos unter.

Die polaren Abschnitte der Spindel entziehen sich schon viel früher dem Blicke. Am frühesten schwindet das Stück zwischen Tochterkern und Centrosom. Zu einer Zeit, wo dieser Theil der Spindel kaum mehr gefärbt werden kann, inserirt noch mit breiter Basis an dem scheinbar verschmolzenen Complex von Tochterchromosomen der internucleäre Theil der Spindel, d. h. der Complex der „Verbindungsfasern". Nun beginnt der Reconstructionsvorgang der Tochterkerne, die Schaffung normaler Verhältnisse. Der Kern durchläuft hierbei durchaus nicht alle Stadien der gewöhnlichen „Anaphase", die Knäuelstadien werden übersprungen. Das erste ist, dass die Tochterchromosomen mit einander vollkommen, zu einem einheitlichen länglichen Klumpen verschmelzen, wobei aber die Gesammtform ihres Complexes zunächst unverändert bleibt. Hieran schliesst sich ein Vorgang, den Moore und Meves mit dem wie mir scheint nicht gerade glücklich gewählten Ausdruck „Vacuolenbildung" („fluid vacuole", Moore 1895 S. 291) kennzeichnen. Es handelt sich um nichts anderes als um die Bildung einer neuen Kernmembran und im Zusammenhange damit mit der Entstehung des den Tochterkern auszufüllenden Kernsaftes. Die Sache geht in folgender Weise vor sich. An der polaren Seite des Kerns bemerkt man eine der Chromosomenplatte sich halbmondförmig anlegende helle Stelle, die von wasserklarer Flüssigkeit erfüllt zu sein scheint und sich bald auch durch ein zartes Häutchen, die erste Anlage der Kernmembran, abgrenzt. Das Bläschen umwächst nun allmählich den Rand der Chromosomenplatte und breitet sich auch nach der äquatorialen Seite der Platte aus. Hier aber findet es seinem Wachsthum einen Riegel vorgeschoben durch die breite Insertionsstelle der Spindel. So behält das Bläschen anfangs die Form einer Niere, deren Hilus durch die Spindelinsertion ausgefüllt wird (Fig. 13). Dieser Zustand ist aber nicht von Dauer; das Hinderniss wird bald überwunden, indem sich die Blase zwischen die Chromosomenplatte und die Spindel hineindrängt und das Chromatin auf diese Weise ganz umwächst (Fig. 14).

Damit liegt bereits ein richtiger vollausgebildeter Tochterkern vor, mit dem Unterschied freilich gegen das spätere Verhalten, dass die Chromatinmasse noch in einen centralen Klumpen zusammengefasst ist, während der Kernsaft die Peripherie des

Kerns einnimmt. Dieser junge Kern hat eine stark elliptische und zwar im Verhältniss zur früheren Theilungsachse quereliptische Gestalt, entsprechend der früheren Stellung des Tochtersterns; an der der Schwesterzelle zugekehrten Seite des Kerns, genauer an der neugebildeten Kernmembran dieser Seite, inserirt anfangs noch mit breiter Basis, dann aber allmählich ganz dünn werdend, die Spindel. Nun erfolgt aber etwas, was mir in seiner mechanischen Begründung nicht klar geworden ist. Die Insertion der Spindel, die anfangs streng median, d. h. an der Mitte der Breitseite des Kernes lag, wandert nun allmählich seitwärts gegen eine der Spitzen der Kernellipse hin; in Folge dessen zeigt nun die Spindel innerhalb der beiden einander gegenüber stehenden Tochterzellen sehr oft einen diagonalen (Fig. 14) oder seitlich verschobenen Verlauf. Offenbar hängt diese Verschiebung mit jenen terminalen Wanderungsvorgängen des Centrosomas und den Kern herum zusammen, die zuerst von M. Heidenhain bei den Leukocyten als Telokinese beschrieben und neuerdings von Meves (1896) bei den Spermatocyten des Salamanders wieder ausführlich besprochen worden sind. Meine Erfahrungen hierüber sind sehr mangelhaft, da ich das Centrosoma in diesem Stadium nur selten zuverlässig färben konnte; indessen spricht alles dafür, dass hier ein in die Kategorie dieser Telokinese gehörender Erscheinungscomplex vorliegt.

Die letzten Stadien der Rekonstruktion der Tochterzelle und ihres Kerns kennzeichnen sich vor allem durch den vollkommenen Schwund des an den Kern stossenden Theiles der Spindel. Im Kern splittert sich die zusammengebackene Chromosomenplatte zu einer regelmässigen Kernstruktur auf, es erfolgt eine gleichmässige Vertheilung von Kerngerüst und Kernsaft in dem von der allmählich schärfer hervortretenden Kernmembran begrenzten Raume [1]). Auch nimmt der bis dahin elliptische

1) Die geschilderten Erscheinungen bei der Rekonstruktion des Spermatidenkerns sprechen gewiss sehr überzeugend gegen die Anschauung von Schneider, Rawitz, Reinke, Rohde u. A., dass die sog. Kernmembran nur ein Verschmelzungsprodukt der Filarmasse des Cytoplasmas mit dem Liningerüst des Kerns sei. Die Membran taucht zu einer Zeit auf, wo die gesammte geformte Substanz des Kerns, Linin und Chromatin, zu einem Klumpen zusammengeballt, im Innern des Kerns liegt, von Kernsaft umgeben. Ich muss hier noch

Kern allmählich eine kugelrunde Form an. Hat es sich um die zweite Theilung gehandelt, so findet man, dass sich der unmittelbar nach der Mitose sehr kleine Kern nun bald etwas aufbläht, womit der normale Zustand eines ruhenden Spermatidenkerns erreicht ist. Im Zellkörper tritt von Neuem die Sphäre in die Erscheinung.

Noch ein Punkt ist schliesslich zu erwähnen. Während der ganzen Theilung gelingt es, die chromatoiden Nebenkörper nachzuweisen; sie liegen im Cytoplasma, ausserhalb der mitotischen Figur, aber in unregelmässig wechselnder Anordnung, auch scheint manchmal ein vorübergehender Zerfall dieser Bildungen in mehrere Körnchen einzutreten. In den Tochterzellen aber tauchen die Gebilde immer wieder auf, und zwar in etwas gewachsenem Zustande, als ziemlich ansehnliche kugelförmige Gebilde, natürlich nunmehr in der Einzahl, je eines in jeder Spermatide. Ist zuletzt auch der letzte Rest der „Spindelbrücke" geschwunden, so haben wir nun eine vollkommen zur Ruhe gelangte fertige Spermatide vor uns, die sich nun der Erfüllung ihrer Aufgabe, der Metamorphose zu einem Spermatozoon, widmen kann.

Die Vorgänge an den Spermatiden.

Die letzte Zellgeneration in den Samenkanälchen, die Spermatiden (Semper und W. Voigt) oder Nematoblasten (Sertoli, Svaen und Masquelin), sind verhältnissmässig kleine Elemente; von Haus aus wohl rundlich, nehmen sie bei ihrer dicht zusammengedrängten Lage durch den gegenseitigen Druck bald eine eckige Form an und verlängern sich auch gewöhnlich etwas in der Richtung nach dem Lumen hin. Ihr Cytoplasma zeigt eine ganz helle, ausserordentlich feinkörnige Beschaffenheit; von einer radiären Faserung, wie überhaupt von einer fibrillären Struktur,

---

bemerken, dass das Auftreten der hellen, aus Kernsaft bestehenden „Vacuolen" nicht in allen Fällen streng nach dem geschilderten Modus vor sich geht; die oben stehende Darstellung giebt nur das typische und häufigste Verhalten wieder. Es kann auch vorkommen, dass die Vacuole zuerst auf der äquatorialen Seite des Tochtersternes auftritt, um sich von hier aus nach der polaren Kernseite hin auszubreiten, oder dass sie gleichzeitig ringsum um den ganzen Tochterstern zur Anschauung kommt.

habe ich nie was an ihnen bemerken können. Der Zellkontour markirt sich stets als recht scharfe, deutliche Linie, offenbar vermöge einer kleinen Verdichtung der oberflächlichsten Plasmalage. Der nach der letzten Theilung sich rasch rekonstruirende Kern stellt sich als kugelrundes oder nur leicht ellipsoidisches Bläschen dar von 7—9 μ Durchmesser und erscheint von einer zarten Kernmembran begrenzt. Durch den Kernraum spannt sich ein feines, blasses, lockeres Gerüst aus mit weiten, ungleich grossen Maschen. Oft ist ein radiärer Typus des Gerüstes unverkennbar. In die Substanz der Gerüstbalken und ihrer Knotenpunkte finden wir in ungleicher Vertheilung Chromatintheile eingelagert, theils in Form kleinerer Mikrosomen, theils in der von gröberen Schollen. Im Allgemeinen ist der Kern als chromatinarm und überhaupt als strukturarm zu bezeichnen. Da ich mich vergeblich bemüht habe, durch Doppelfärbungen ein typisches Kernkörperchen im Kern der Spermatiden nachzuweisen, möchte ich annehmen, dass ein solches hier nicht mehr vorhanden ist.

Wenden wir nun unseren Blick vom Kern wieder zum Cytoplasma der jungen Spermatide, so sehen wir, dass dieses drei verschiedene Einschlüsse von freilich sehr verschiedenem Umfang aufweist. Diese sind: Sphäre, chromatoider Nebenkörper und Centrosomen.

Vor allem fesselt den Blick neben dem Kern die neugebildete Sphäre. Wir hatten sie zuletzt am Schlusse der Prophasen, im Muttersternstadium der zweiten Spermatocytentheilung gesehen; hier entzog sie sich spurlos dem Blicke, um während des ganzen übrigen Verlaufes der Mitose unsichtbar zu bleiben. Ihr Wiederauftauchen in den Spermatiden erfolgt nicht ganz so rasch, wie in den v. Ebner'schen Zellen, so dass hier doch einiges über die Art und Weise, wie ihre Bildung vor sich geht, ermittelt werden konnte. Es zeigte sich erstens, dass sie auch hier ohne jede Beziehung zu der Spindel in die Erscheinung tritt, zweitens, dass sie nicht auf einmal in ihrer vollen Grösse, Form und Einheitlichkeit auftaucht, sondern aus der Verschmelzung von kleinen Theilstücken entsteht. Zu einer Zeit, wo der Spermatidenkern noch auffallend klein ist, aber sich doch schon soweit regenerirt hat, dass er bereits ein Kerngerüst aufweist, gewahrt man an Hämalaun-Erythrosinpräparaten in der Nähe des Kerns zwei bis drei sehr kleine, unregelmässig geformte

Klümpchen, die die charakteristische Sphärenfärbung zeigen. Darauf folgt gleich ein Stadium, wo die Sphäre schon als einheitliches, rundes Gebilde hervortritt. Man kann sich demnach den Vorgang so vorstellen, dass die specifische Sphärensubstanz, die während der zweiten Hälfte der Mitose gleichmässig über das ganze Gebiet des Cytoplasmas der sich theilenden Zelle vertheilt war, in den Tochterzellen sich rasch wieder zusammenballt, zuerst zu kleinen Partikelchen, die aber sehr bald zu einem einheitlichen Gebilde mit einander verschmelzen.

In den fertigen Spermatiden zeigt sich die Sphäre wieder als regelmässig runder Körper, gewöhnlich in direkter Berührung mit dem Kern, ohne aber zunächst so fest an ihn angedrückt zu sein, dass an einem von beiden, sei es am Kern oder der Sphäre, eine Abplattung oder dergl. wahrnehmbar wäre. Die Stelle, an der die Sphäre den Kern berührt, kann zunächst eine beliebige sein, d. h. sie kann sich ebenso gut auf der Kanalwandseite wie auf der Lumenseite des Kerns befinden. Gleichwohl ist durch jene Berührungsstelle bereits ein wichtiger Fixpunkt für die Anlage der einzelnen Glieder des späteren Spermatozoons gegeben: schon jetzt ist dadurch unweigerlich das vordere Ende des Spermatozoonkopfes bestimmt; und wenn wir in einer etwas späteren Phase die Sphäre immer an der Kanalwandseite des Kerns antreffen, so ist dies nicht in der Weise auszulegen, dass die Sphäre eine Wanderung um den Kern beschrieben hat, sondern so, dass sich der ganze Inhalt der Zelle, die Zelle als Ganzes, einheitlich in einer bestimmten Weise eingestellt hat, ohne dass eine Verschiebung der räumlichen Beziehungen von Kern und Sphäre eingetreten wäre. Der Durchmesser der Sphäre beträgt 2—2,5 μ; sie ist also nicht unbeträchtlich kleiner geworden, als sie in den grossen Spermatocyten war (4 μ). Im Innern erscheint sie zunächst homogen, ohne Andeutungen von Fibrillen oder Körnchen; nur an der Grenze des Gebildes sind manchmal an Eisenhämatoxylin-Präparaten schwarze Punkte sichtbar, die sich zu einem fast zusammenhängenden Rahmen verbinden können; indess an sonstigen Färbungen erscheint auch der Rand von allen derartigen Bildungen frei. Den Körnchen, die Niessing in der Spermatidensphäre beschreibt, muss ich auf Grund meiner Beobachtungen die Realität absprechen. Die Centralkörperchen scheinen zu dieser Sphäre

von Anfang an in keinen Beziehungen zu stehen, denn ich sehe sie von dem Momente an, wo ich sie überhaupt färben kann, unabhängig von der Sphäre an einer anderen Stelle der Zelle liegen. Auch von einer Trennung in Rinde und Mark ist zunächst nicht zu bemerken.

Die Sphäre ist in den Spermatiden der Säuger bereits von vielen Forschern gesehen worden. Entdeckt hat sie allem Anscheine nach v. La Valette St. George beim Meerschweinchen. Merkel (1847), v. Brunn (1876) behandeln sie bereits; Renson (1882) beschreibt sie beim Kaninchen (S. 327) und bildet sie bei der Ratte ab (Fig. 1—2), ebenso auch H. Brown. Ausführlichere Behandlung hat sie dann bei Benda und Niessing erfahren, auf deren Darstellungen wir bald näher einzugehen haben werden.

Ein zweites Gebilde im Cytoplasma der Spermatide ist der „chromatoide Nebenkörper" Benda's (1891). Die beste Anschauung von diesem Gebilde liefert die Eisenhämatoxylinmethode; der Nebenkörper nimmt damit eine tintenartige schwarze Färbung an, die er auch bei ausgedehnter Differenzirung, ähnlich wie ein Kernkörperchen, behauptet. Er tritt natürlich als schwarzer Fleck schon bei schwachen Vergrösserungen mit grosser Lebhaftigkeit hervor und fehlt in keiner Spermatide. Wo er zu fehlen scheint, ist er offenbar durch das Mikrotommesser weggeschnitten. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle stellt sich der Nebenkörper als ein streng kugelförmiges Gebilde dar, etwas kleiner als die Sphäre, stets in der Nähe des Kernes gelegen, doch kann er auch eine mehr längliche ellipsoidische Form aufweisen oder wie aus zwei in der Mitte verschmolzenen Kügelchen zusammengesetzt sein. Niemals gelang es mir, Spuren einer inneren Differenzirung an dem chromatoiden Nebenkörper wahrzunehmen. An den Eisenhämatoxylinbildern, an denen er als schwarzer Klecks erscheint, könnte eine solche natürlich, auch wenn sie vorhanden wäre, nicht zur Geltung kommen, aber der Körper färbt sich auch mit anderen Farbstoffen, z. B. mit Gentiana in der Doppelfärbung Gentiana-Safranin oder mit Magentaroth, und hierbei erscheint er immer ganz homogen.

Die Durchforschung der Literatur bezüglich des chromatoiden Nebenkörpers ergab eine verhältnissmässig geringe Ausbeute. Dies mag einerseits daran liegen, dass das Körperchen durchaus nicht mit allen Färbungen dargestellt werden kann, andererseits auch daran, dass es nicht bei allen Säugethieren vorhanden zu sein scheint. v. Brunn ist wohl als der Entdecker dieses Gebildes zu bezeichnen. In seiner

Arbeit vom Jahre 1876 hält er bereits die zwei verschiedenen Einlagerungen des Cytoplasmas der Spermatiden, Sphäre und Nebenkörper auseinander, weniger in dem Text als in den Figuren a — d der Tafel XXII. In diesen Abbildungen sind unverkennbar beide Dinge nebeneinander dargestellt, wenn auch wegen der zu kleinen Dimensionen der Zeichnungen etwas undeutlich: die Sphäre schon in ihrem Lunulastadium, der Nebenkörper in wechselndem Lageverhältniss dazu, als rundes, schwarzes Körnchen.

Brown (1885) hat das Gebilde an der Hand der Goldmethode unzweifelhaft dargestellt. Dies geht aus seinen Figuren 12 und 22 sowie aus einem Satz auf S. 357 seiner Arbeit[1]) ohne weiteres hervor, indessen hat er es nicht genügend als etwas für sich Bestehendes erkannt; er hat es zusammengeworfen mit der Sphäre. Auch Hermann dürfte das Gebilde gesehen haben, allein auch in der Arbeit dieses Forschers fehlt noch die scharfe Unterscheidung der zwei differenten Plasmaeinschlüsse.

Bei Benda (1891) tritt uns mit aller Schärfe die Trennung der beiden Gebilde entgegen. „Bei den „neugebildeten Spermatocyten", d. h. unseren Spermatiden, „ist sofort . . . . der chromatoide Nebenkörper sichtbar." Benda findet aber, dass dieser in den Spermatiden eine complicirte Natur erkennen lässt, „obgleich diese bei der Kleinheit des Objektes nicht so sicher zu stellen sei". Er soll aus einem punktförmigen Körnchen und einem diesem mützenförmig aufliegenden helleren Theil bestehen. In dem Vortrag der VI. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft (1892) heisst es dann, dass von den beiden Bestandtheilen des Nebenkörpers der eine ringförmig ist, der andere knöpfchenförmig. Ich kann mich dieser Darstellung durchaus nicht anschliessen; meine Erfahrungen stehen zu denen Benda's nicht nur in Bezug auf die angebliche Differenzierung des Nebenkörpers im Gegensatz, sondern vor Allem auch in Bezug auf dessen weitere Schicksale, wie das an einer späteren Stelle ausgeführt werden soll.

Erst Niessing (1896) schildert das Körperchen mit aller Ausführlichkeit, so wie es sich wirklich darstellt, nämlich als strukturloses Kügelchen, und da ich auch die weiteren Darstellungen, die Niessing davon giebt, im Ganzen bestätigen kann, so muss ich sagen, dass meiner Ansicht nach die Angelegenheit des chromatoiden Nebenkörpers zuerst durch Niessing in der Hauptsache in's Klare gebracht wurde.

Was man über die Herkunft des Gebildes sagen kann, ist bereits auf S. 259 angeführt, denn auch für den Nebenkörper der Spermatiden gilt ja Alles dort Gesagte, da sich ja dieser

1) Er beschreibt in den Spermatiden: „a small refracting granule, attached to the nucleus membrane at the point, from which the deve loppement of the body of the spermatozoon in about to begin."

unzweifelhaft direkt aus dem chromatoiden Nebenkörper der Spermatocyten ableitet. Freilich ist dabei noch an die Möglichkeit zu denken, dass der Nebenkörper hier doch noch etwas mehr ist, als in den Spermatocyten, indem er hier entschieden einen etwas grösseren Umfang erkennen lässt, als dort, und man könnte speciell daran denken, dass etwa Theile der Nucleolen während der nacheinanderfolgenden zwei Mitosen in den Nebenkörper aufgenommen worden sind. Diese Möglichkeit liegt aus zwei Gründen nahe: erstens zeigt der Nebenkörper der Spermatiden in seinem färberischen Verhalten entschieden eine gewisse Annäherung an das Verhalten der Nucleolensubstanz, zweitens haben wir gesehen, dass die Nucleolen bei der Spermatocytenmitose verschwinden und dann im Spermatidenkern nicht mehr nachgewiesen werden können. Wäre es nicht möglich, dass ihr Verschwinden in innerem Zusammenhang steht mit dem Anwachsen des Nebenkörpers? Indess sind das nur Vermuthungen, für die ich einen vollgültigen Beweis zu erbringen nicht im Stande bin. Jedenfalls besteht das Gebilde nicht aus reinem Chromatin, weder aus dem gewöhnlichen Basichromatin, noch aus M. Heidenhain's Oxychromatin, denn sowohl die reinen Kernfarbstoffe wie Hämatoxylin, Thionin, Methylenblau, als auch die sauren Anilinfarbstoffe wie Eosin u. s. w. lassen es ungefärbt.

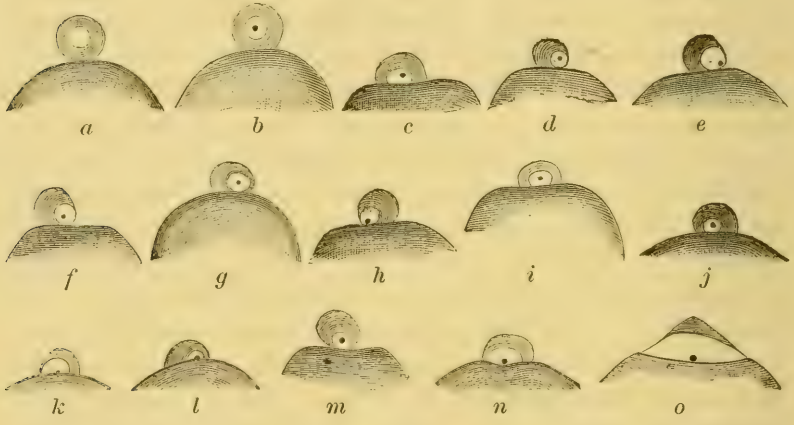
Der dritte Bestandtheil im Spermatidenkörper wird durch die Centralkörperchen dargestellt. Sie sollen unten bei der Besprechung der Bildung des Achsenfadens ausführlich behandelt werden; hier genüge es zunächst, sie genannt zu haben.

Schicksale der Sphäre und des Kerns in den Spermatiden.

Wir hatten die Spermatidensphäre zuletzt gekennzeichnet als eine im Inneren nicht weiter differenzirte Kugel, die dem Kern an irgend einer Stelle anliegt. Nicht lange indess verharrt sie in diesem Zustande; bald sehen wir wesentliche Umgestaltungen in ihr Platz greifen, die sie — um das Wesentlichste hier vorweg mitzutheilen — als den Mutterboden für die Bildung der Apperticulargebilde am vorderen Pol des Samenfadenkopfes erscheinen lassen. Diese Veränderungen haben schon in den Untersuchungen Merkel's und v. Brunn's Berücksichtigung gefunden,

besonders aber sind sie in den letzten Jahren von Ballowitz, Benda und Niessing genauer erforscht worden.

Ich möchte zunächst meine eigenen Befunde darlegen und dann erst anknüpfen an die Mittheilungen Anderer. Die deutlichsten Bilder von den zu beschreibenden Vorgängen erhielt ich durch die Magentarothfärbung, besonders nach der Fixirung im Sublimat-Platinchlorid-Eisessiggemisch. Die verschiedenen Phasen des Vorganges lassen sich sehr leicht an ein und demselben Präparate verfolgen; die Zusammenstellung der verschiedenen



Sphäre der Spermatiden (Ratte), mit den ersten Stadien der Bildung des homogenen Bläschens (spätere Kopfkappe) und des Akrosomas darin. Dieses in *a* noch nicht sichtbar. In *o* schon ausgesprochenes Lunulastadium des Sphärenrestes.

Phasen zu einem zusammenhängenden Vorgang gelingt auf's Leichteste.

Das erste was man sieht (s. Zeichnung *a* der beistehenden Textfig.) ist, dass die anfangs homogene Kugel im Innern eine Differenzirung erfährt. In der Mitte des Gebildes tritt ein helles Bläschen, oder nach Benda's Ausdruck (1892, S. 196) „eine zartwandige Vacuole" auf, die von der dunkleren Aussenzone ringförmig umfasst wird. Eine ähnliche Erscheinung hatten wir ja bereits bei der Sphäre der grossen Spermatocyten gesehen; indessen liegt hier doch etwas anderes vor. Dort handelte es sich bloss um eine verschwommen in die dunkle peripherische Zone übergehende centrale Aufhellung, hier dagegen ist ein wirkliches, scharf be-

grenztes Bläschen im Spiele. Sehr bald (*b*) aber bemerkt man noch ein weiteres Detail. Genau in der Mitte des Bläschens erscheint ein kleines körnchenartiges, rundliches Gebilde, das sich mit Magentaroth, Erythrosin und Fuchsin in intensivster Weise färbt, mit Eisenhämatoxylin dagegen bei der Ratte sich nicht deutlich darstellen lässt.

Was ist nun dieses centrale Korn, woraus und auf welche Weise ist es entstanden? Diese Frage hat kürzlich eine besondere Bedeutung gewonnen, indem Niessing (1896) die Meinung ausgesprochen hat, dass dieses Gebilde theilweise aus dem Centrosoma hervorgehe. Niessing kommt daher zu der Ansicht, die er als Hauptergebniss seiner Arbeit hinstellt, dass das Centrosoma des reifen Spermatozoons nicht, wie das allgemein angenommen wird, im Mittelstück oder Verbindungstück (Retzius) des Samenfadens enthalten sei, sondern vorn an der Spitze des Samenfadenkopfes sitze, denn das centrale Körnchen setzt sich später, wie das gleich vorausgeschickt werden soll, mit der Spitze in Verbindung.

Hier liegt meiner Ansicht nach ein verhängnissvoller Irrthum vor und es wird mir nicht schwer fallen, die Beweise für diese Behauptung beizubringen. Der erste und schwerwiegendste Beweis ist, dass man die Centrosomen anderswo in der Zelle nachweisen kann, eine Thatsache, die eigentlich alle weiteren Beweise überflüssig macht.

Nun kommt aber weiter die färberische Reaktion des centralen Sphärengebildes in Betracht. Es zeigt, wie gesagt, bei der Ratte durchaus keine Affinität zu dem Eisenhämatoxylin, nur manchmal gelingt es, es damit zu färben. Dies steht also im Widerspruch mit allen unseren Erfahrungen über die tinctoriellen Eigenschaften der Centralkörper. M. Heidenhain hat sogar die starke Färbbarkeit des Centrosomas in Eisenhämatoxylin in die Definition aufgenommen, die er von diesem Gebilde giebt, und ich muss mich in dieser Hinsicht auf Grund der Erfahrungen, die ich in letzter Zeit an den verschiedensten Zellgattungen gesammelt habe, mit voller Entschiedenheit Heidenhain anschliessen. Wenn die Berechtigung der Heidenhainschen Definition von mancher Seite angefochten wird, so liegt dies eben daran, dass einige Forscher unter Centrosom etwas anderes verstehen als Heidenhain, namentlich rechnen manche zu

dem „Centrosoma“ etwas mehr hinzu als dieser, auch noch etwas von der Umgebung der Flemming-Heidenhainschen Centralkörper; diese letzteren sind Einschlüsse des Centrosomas für sie, Centralkörner, Centriolen. Dass aber die Centriolen für Eisenhämatoxylin eine besondere Affinität besitzen, giebt wohl heute jeder zu. — Nun zeigt aber unser Mediankörnchen in der Sphäre ein ganz anderes Verhalten. Schon nach ganz leichter Entfärbung, wenn sonst noch alles mögliche in der Zelle schwarz geblieben ist, sucht man vergebens nach dem centralen Gebilde. Es hat ganz andere Farbstoffneigungen: eine grosse Neigung zu Magentaroth, Fuchsin und besonders zu dem Erythrosin, überhaupt zu sauren Farbstoffen. Mit Erythrosin und Eosin verbindet es sich in so intensiver Weise, dass es manchmal schon bei der schwächsten Anwendung des Mittels, wenn sonst alles übrige kaum erst einen Hauch von Rosafärbung angenommen hat, leuchtend roth bemerkbar wird. Besonders kommt dies vor in einem etwas späteren Stadium, wenn sich das Gebilde schon mit dem Samenfadenkopf verbunden hat.

Die Entstehungsweise des Gebildes ist ganz eigenartig. Nicht etwa im Anschluss an etwas schon Vorhandenes entsteht es, sondern plötzlich, wie durch einen Schöpfungsakt, taucht es in der bis dahin homogenen Sphäre auf, offenbar durch eine spontane Verdichtung, Differenzirung ihrer Substanz. Ich muss mich vollkommen in Widerspruch setzen zu der Darstellung Niessing's, der das Gebilde aus dem Zusammenfluss von zahlreichen in der Sphäre gelegenen Körnchen ableitet. Solche Körnchen kommen im Innern der Sphäre typisch überhaupt nicht vor.

Auch mit der Schilderung Moores (1893) kann ich mich nicht einverstanden erklären. Moore spricht von einer Anzahl von hellen Bläschen in der Sphäre, wovon jedes ein dunkles Körperchen in sich schliesse, und die erst durch ihre Verschmelzung schliesslich das einheitliche Bläschen bilden sollen. Auch Meves giebt eine ähnliche Entstehungsweise der Vakuole für Salamandra an. Bezüglich des Salamanders habe ich keine Erfahrungen, aber in Betreff der Ratte, auf die sich Moore's Darstellung bezieht, muss ich daran festhalten, dass jene Beschreibung unzutreffend ist, indem die „Vakuole“ immer sofort als einheitliches Bläschen erscheint.

Aber wenn man nach all dem bezüglich der Nichtidentität

des Körperchens mit einem Centrosoma noch Zweifel hegen würde, so müssten diese schwinden, wenn man die Spermatogenese beim Meerschweinchen heranzieht. Hier erscheint dasselbe Gebilde, das bei der Ratte sich als minimales Körnchen darstellt, als mächtige Kugel, so dass von vornherein an ein Centrosom nicht zu denken ist.

Die weiteren Vorgänge an der Sphäre und ihren Einschlüssen sind höchst merkwürdig und lassen sich eben nur von dem Standpunkte aus erklären, dass hier ganz specielle, keineswegs von einem allgemeinen Gesichtspunkte aus zu beurtheilende Differenzirungen des Cytoplasmas der Spermatide im Spiele sind. — Zunächst erkennt man (siehe Textfigur *c*—*n*), dass sich die ganze Sphäre dem Kern (an der Stelle seines späteren vorderen Poles) etwas andrückt; hierdurch nimmt sie selbst eine leicht abgeplattete Form an, verursacht aber auch an der betreffenden Stelle des Kerns eine sanfte Abflachung. Das früher im Centrum der Sphäre gelegene helle Bläschen kommt jetzt durch diese Abplattung der Sphäre mit dem Kern in direkte Berührung und verwächst sogar mit der Kernmembran. Der dunkle Theil der Sphäre umfasst lunulaartig das dem Kern angepresste Bläschen, ein Bild, das schon sehr oft (z. B. auf v. Brunn's Taf. XXII, Fig. *a*—*d*, bei Brown u. s. w.) bildlich dargestellt und beschrieben wurde. Indessen ist diese Lunula nur selten so ganz regelmässig beschaffen, wie sie fast immer abgebildet wird, gewöhnlich zeigt sie ein unsymmetrisches Verhalten, indem sie nach der einen Seite hin stärker gewölbt ist als nach der andern; es ist, als ob das helle Bläschen innerhalb der Sphäre eine kleine seitliche Verschiebung erfahren hätte, oder richtiger, als ob sich der Sphärenrest an dem Bläschen etwas seitlich verschoben hätte. Ein Blick auf die Figg. 22—24 wird genügen, um von diesem Verhalten, das sich nur sehr umständlich durch Worte vergegenwärtigen lässt, eine Vorstellung zu vermitteln.

In der Minderzahl der Fälle zeigt der Kern an der Berührungsstelle mit der Sphäre von Anfang an eine kleine concave Stelle oder sogar einen etwas tieferen Einschnitt (Textfig. *c*, *m*, *n*, *o*).

Was nun folgt, ist eine ziemlich rasche Vergrösserung des Bläschens (*o*); der Inhalt des Bläschens ist und bleibt dabei — abgesehen von dem centralen Körnchen — eine völlig struk-

turlose, helle Flüssigkeit. Die Vergrösserung erfolgt anfangs sowohl nach der Breite wie auch nach der Seite der Convexität hin, so dass sich das Bläschen zunächst stark hervorwölbt, dann aber ausschliesslich in der Richtung der Breite, so dass allmählich ein grösseres Stück des Kerns von dem Bläschen wie von einer Mütze bedeckt erscheint; dem Wachsthum des Bläschens folgt auch streng die Abplattung des Kerns. Der „Sphärenrest", wie man jetzt die „Lunula" bezeichnen kann, nimmt an dem Wachsthum nicht Theil und wird deshalb, da er um diese Zeit noch anscheinend mit dem Bläschen fest verwachsen ist, stark ausgedehnt, das Bläschen jetzt wie ein schmaler Saum umfassend. Das centrale Körnchen sehen wir während dieser Vorgänge anfangs noch in der Mitte der Sphäre liegen; es plattet sich dabei oft zu einem kleinen querliegenden Stäbchen ab. Unerwartet aber stellt sich eine neue Erscheinung ein: das kleine Gebilde wird gleichsam an den Kern herangezogen und tritt mit der Kernmembran in dauernde Verbindung. Diese Verbindungsstelle bezeichnet die spätere Spitze des Samenfadenkopfes oder, ganz korrekt, die unmittelbar daran grenzende Partie, und das Körnchen kennzeichnet sich dadurch als die Anlage eines altbekannten Gebildes, des Spitzenknöpfchens von Merkel. Niessing hat es, in Anlehnung an einen älteren Vorschlag Platner's, als Mitosoma bezeichnet, weil es angeblich aus dem „Mitom" der Sphäre hervorgehe (?). Mir scheint aber dieser Namen absolut nichts Bezeichnendes an sich zu haben; will man sich daher eines griechischen Terminus technicus bedienen, ein Vorgehen, das ja vom Gesichtspunkt der Bequemlichkeit in der That geboten sein kann, so scheint mir das Wort „Akrosoma" weitaus den Vorzug zu verdienen. Im Momente der Verbindung stellt sich das „Akrosoma" — um diese neue sprachliche Schöpfung gleich zu benützen — immer als rundliches Körnchen dar, bald aber zeigt es die Tendenz, sich ein wenig in der Querrichtung abzuplatten.

Wir sehen jetzt also ein Bild, wie es die Textfigur *o* und Figur 16 zur Ansicht bringen. Der vordere Kernpol erscheint wie abgeschnitten; auf die abgeflachte Partie legt sich das Bläschen in der Weise an, dass seine Wölbung der früheren Ausdehnung des Kerns an seinem vorderen Pol entspricht. Genau in der Mitte der Basis des Bläschens sitzt an der Kern-

membran das knötchenartige Akrosoma; dem convexen Rande des Bläschens etwas unsymmetrisch angeschmiegt der halbmondförmige Sphärenrest. Freilich begegnet man auch ab und zu Bildern, die in manchen Punkten von diesem Bilde abweichen; so kann z. B. das Akrosoma mehr etwas seitlich verschoben liegen, nicht in der Mitte der Bläschenbasis, sondern einer der seitlichen Anheftungsstellen des Bläschens genähert (Fig. 24).

Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium ist auf Fig. 20 vergegenwärtigt. Das Bläschen hat an Breite zugenommen; es beginnt nun in allem Ernst, den Kern zu umwachsen. Das Neue aber ist, dass der Kern, anstatt entsprechend der Ausdehnung des Bläschens weiter an Abplattung zuzunehmen, sich im Gegentheil auch da, wo er früher abgeplattet war, wieder abgerundet hat. Dies ist der Grund, warum das Bläschen jetzt nicht mehr stets so stark über den Kernkontur hinaus vorgebuchtet, sondern diesem oft schon sehr genähert erscheint. Es kann nun auch durch diese Annäherung mit dem Spitzenkörperchen wieder in Berührung treten. Freilich treten dem Beobachter nicht nur auf diesem, sondern auch auf späteren Stadien Bilder entgegen, an denen die „Kernkappe", wie man nun schon das Bläschen bezeichnen darf, noch immer stark vorgewölbt erscheint.

Der Kern stellt sich auf dieser Stufe noch immer als rundes oder höchstens ganz leicht ellipsoidisches Bläschen dar; aber in seinem Inneren sind bereits gewisse Veränderungen vor sich gegangen, die hier Berücksichtigung erheischen. Freilich sind sie nach meinen Erfahrungen zunächst noch nicht so eingreifend, wie sie von mancher Seite geschildert worden sind. Ich finde vor allem eine kleine Aufhellung der Kernstruktur im centralen Theil des Kernraumes; die Gerüstsubstanz zieht sich mehr und mehr nach der Peripherie hin zurück, aber immer noch sieht man auch die Mitte des Kerns von einzelnen Balken durchzogen. Im Allgemeinen lässt sich eine Vereinfachung des Kerngerüstes nachweisen. Es liegt wohl eine Art von Verquellung des Kerns in seiner Mitte, eine centrale Ansammlung von Kernsaft vor; freilich ist diese Veränderung von Zelle zu Zelle sehr verschieden stark ausgesprochen, manchmal kaum angedeutet. — Constanter und gewöhnlich auch auffallender ist folgende Erscheinung: im Bereich des von der „Kernkappe" umwachsenen Theiles lässt die Kernmembran eine ziemlich starke Verdickung erkennen;

sieht man genau zu, so erkennt man, dass diese Verdickung auf der Auflagerung einer gleichmässig dicken Lage von Chromatin auf der Innenseite der Membran beruht; es bildet sich eine „Chromatinkruste", eine sehr typische Erscheinung. Besonders deutlich lässt sich diese Kruste an Eisenhämatoxylinbildern erkennen, wo sie sich durch ihre schwarze Färbung manifestirt. An angeschnittenen Kernen wird sich die Kruste natürlich immer als dicke Grenzlinie darstellen, in strenger Beschränkung auf den von der Kernkappe bedeckten Theil des Kernkonturs, an dessen Rande wie abgeschnitten aufhörend. Hat man aber eine Gesammtansicht des Kerns vor sich, wie in Fig. 21, so erscheint das Gebiet der Chromatinkruste als eine dunkle, „vordere" Kernhälfte, die sich von der hinteren helleren Kernabtheilung durch eine mehr oder weniger scharfe Linie, Renson's „strie équatoriale" (1882, S. 314) abgrenzt. Mit der Ausdehnung des Bläschens hält die Krustenbildung genau Schritt.

Wir haben hier eine schon von Kölliker im Jahre 1856 (S. 265 und Taf. XIII, Fig. 6–9) abgebildete Erscheinung vor uns. Merkel (1874) hat sie dann eingehender untersucht und unter dem Namen „Gliederung des Kerns in zwei verschieden lichtbrechende Hemisphären" in die Literatur eingeführt. Ich halte aber diese Bezeichnung, die sich in der Literatur bald eingebürgert hat, nicht für ganz glücklich gewählt, denn die Gliederung ist, wie dargestellt, keine innere, das Kerngerüst lässt davon nichts erkennen, sie beruht vielmehr nur auf einer chromatischen Verdickung der Kernmembran. Auch ist die Erscheinung, wie wir sehen werden, bei der Ratte wenigstens, von vorübergehender Natur, sie kommt nur diesen frühen Stadien der Spermatogenese zu und schwindet bald. Ballowitz täuscht sich wohl, wenn er (1891, S. 284) die von ihm beschriebene spätere Trennung des reifen Samenfadenkopfes in ein „Vorderstück" und „Hinterstück" auf diese Kölliker-Merkel'sche Erscheinung zurückführt; sie hat mit ihr nichts zu thun. Brown scheint die Sache richtig erkannt zu haben, er schildert die Erscheinung folgendermaassen (S. 357): „the nuclear membrane over the outer hemisphere of the nucleus becomes slighthy thickened."

In diesem Stadium beginnt nun der noch immer runde Kern aus dem mittleren Theil der Zelle herauszurücken, und

zwar nach deren der Kanalwand zugekehrtem Pol hin. Es ist um diese Zeit bereits immer eine strenge Orientirung der in der Spermatide enthaltenen Theile erfolgt. Der Sphärenrest mit der Kopfkappe liegt stets an dem der Kanalwand zugewandten Kernpol; der chromatoide Nebenkern, der noch vor kurzem keine konstante Lagerung erkennen liess, findet sich jetzt immer am hinteren Kernpol, in der Nähe der nun stets bereits angelegten Geissel. Es ist nicht leicht, sich über die mechanischen Momente, die diese regelmässige Orientirung hervorbringen, eine befriedigende Vorstellung zu bilden. Man bekommt den Eindruck, als wäre eine gewisse Strömung im Cytoplasma vorhanden in der Richtung von dem Kanalwandpol nach dem Lumenpol hin, wodurch der frei im Cytoplasma liegende chromatoide Nebenkörper gegen den hinteren Zellpol hin geschwemmt wird; freilich müsste man da noch ein zweites Moment: die Attraktionskraft des hinteren Kernpoles auf den Nebenkörper heranziehen, denn bei der alleinigen Wirkung jener Strömung müsste der chromatoide Nebenkörper in den distalsten Punkt des Protoplasmalappens gelangen.

Jene hypothetische Plasmaströmung würde uns nicht nur die allmähliche Verlagerung des Kerns in einen der Zellpole, sondern auch noch eine weitere Erscheinung, die jetzt Platz greift, erklären: die Ablösung des Sphärenrestes von der Kopfblase, seine Wanderung in den als Lappen in das Lumen hineinhängenden Theil der Zelle. Durch Vergleichung verschiedener Zellen vermag man diesen Vorgang durch alle Stadien hindurch zu verfolgen. Zunächst findet man die Sphäre noch in unmittelbarer Nähe der Blase, vielleicht sogar noch in Berührung damit, aber schon wieder zu ihrer früheren, rundlichen Form concentrirt (Fig. 20). Ein weiteres Stadium zeigt sie als blasse Kugel seitlich neben dem Kern, schon in einiger Entfernung von der Kopfblase gelegen; noch später, wenn sich der Kern ganz in den proximalen Zellpol zurückgezogen hat, ja aus diesem sogar theilweise hervorgetreten ist, liegt die Sphäre in dem lappenartigen hinteren Theil der Zelle, vom Kern immer weiter wegrückend, und hier lässt sie sich färberisch so lange nachweisen, bis das Protoplasma überhaupt noch eine zusammenhängende Masse darstellt. Zuletzt geht dann der Sphärenrest mit diesem Protoplasmalappen zu Grunde, ohne sich weiter aktiv bethätigt

zu haben. An der Bildung der Schwanzes hat die Sphäre bestimmt keinen Antheil. Ihre Bestimmung besteht lediglich darin, dem Spitzenkörperchen als Mutterboden zu dienen; nachdem sie dieser ihrer Aufgabe gerecht geworden, wird sie als unnützer Ballast mit dem ebenfalls dem Untergang geweihten Zellplasma ausgestossen.

Eine richtige Erkenntniss der geschilderten Vorgänge — es handelt sich in der Hauptsache um Bekanntes — ist erst sehr allmählich erzielt worden. Merkel beschrieb als erster im Jahre 1874 den „Spitzenknopf" und machte auch schon über seine Entstehung einige Angaben. An der Stelle, wo das Gebilde auftreten soll, sah er, bevor dieses noch da ist, eine dunkle Protoplasmaanhäufung, die nach dem Erscheinen des Spitzenknopfes nicht mehr sichtbar ist; allem Anscheine nach geht dieser also aus der Anhäufung hervor. Merkel fasst daher schon ganz richtig den Spitzenknopf als ein Protoplasmagebilde, als ein Derivat der Sphäre — denn diese ist doch ohne Frage mit der „Protoplasmaanhäufung" gemeint — auf. Was ihm noch entgangen war, das ist die Thatsache, dass der dunkle Protoplasmakörper nicht sogleich vollkommen schwindet, sondern auch noch später eine Zeit lang nachweisbar ist, zunächst als Lunula am vorderen Pol, dann als Sphärenrest im Protoplasmalappen; er geht also nicht in seiner Gesammtheit in die Bildung des Spitzenknopfes auf, sondern lässt diese durch Differenzirung und Ausscheidung aus sich hervorgehen. Die Kernkappe kennt Merkel ebenfalls schon; er führt sie auf eine partielle Ablösung der Kernmembran zurück.

Die Persistenz der „Sphäre" eine Zeit lang nach dem Auftreten des Merkel'schen Spitzenknopfes hat v. Brunn (1874) erkannt. Freilich sollte diese Entdeckung der Anlass zu einer irrthümlichen Anschauung für v. Brunn werden, zu der Folgerung, dass sich demnach „der Spitzenknopf ohne Betheiligung des Protoplasmas aus dem Kern bilden muss" (S. 586), wobei besonders das Kernkörperchen in Verdacht genommen wird. Während so v. Brunn die von Merkel bereits richtig angegebene protoplasmatische Herkunft des Akrosomas leugnet, weist er zuerst gegen Merkel richtig darauf hin, dass die Kopfkappe aus dem Protoplasma entsteht. Freilich hängt er hier wieder seiner Darstellung einen kleinen Irrthum an, indem er die Kopfkappe als ein vergängliches Gebilde hinstellt; sie soll sich, wenn sie die Hälfte des Kerns umwachsen hat, von ihm loslösen. Ihre Persistenz auch im reifen Spermatozoon sowie ihr allgemeines Vorkommen haben erst Fürst, Jensen und Ballowitz (1891, S. 278) nachgewiesen.

Renson (1882) hält das Spitzenknöpfchen (bouton terminal) mit v. Brunn gleichfalls für ein Kernprodukt, die Kopfkappe aber mit Merkel für die abgelöste Kernmembran. Die Endschicksale des Sphärenrestes schildert Renson sehr zutreffend. S. 328 giebt er an,

dass auch nach dem Hineinrücken des Kerns in den vorderen Zellpol das „corpuscule accessoire“ (Sphärenrest) noch zu sehen ist, entweder seitlich neben dem Kern oder schon hinten im Protoplasmalappen; später schwindet er spurlos. In Fig. 27 bildet Renson die Lunula und den Spitzenknopf sehr naturgetreu ab; die Kopfkappe ist in den Figuren 27 *d*, *e*, *f*, *g* recht treffend zur Ansicht gebracht, doch hält sie Renson im Text noch für ein vergängliches Gebilde.

H. Brown (1885) giebt recht treue Abbildungen des Lunulastadiums in den Figuren 14 und 15 seiner Arbeit und sagt richtig von der „clear cap“ (Kernkappe), dass sie „ . . . seems to be derived from the accessory corpuscule“. Die Endschicksale des Sphärenrestes werden gleichfalls im Ganzen zutreffend geschildert.

Wir übergehen eine Reihe von Autoren, die über den in Rede stehenden Punkt nichts Wesentliches beigebracht haben und halten gleich bei Benda, der in den Jahren 1891 und 1892 den fraglichen Verhältnissen besondere Beachtung geschenkt hat. Benda geht bei der Ratte von dem Stadium aus, wo der Sphärenrest bereits als Lunula dem Bläschen, das er „Vakuole“ nennt, angeschmiegt liegt; in der Mitte der Vakuole erscheint ein sehr kleines, intensiv gefärbtes Kügelchen. In der Folge legt sich die Vakuole dem Kern unter Abplattung an, wobei das stark gefärbte Körperchen unter Bildung des Spitzenknopfes mit der Kernperipherie in Verbindung tritt, der Sphärenrest dagegen sich von der Vakuole ablöst, um in den distalen Zelltheil zu rücken. Die Vakuole gestaltet sich zur Kopfkappe. Man sieht also: etwas völlig neues, etwas, was nicht schon von anderen Forschern gesehen worden wäre, ist in Benda's Darstellung eigentlich nicht enthalten; gleichwohl stellt die Darstellung insofern einen wesentlichen Fortschritt in der Erkenntniss dieser Dinge dar, als sie zuerst den ganzen Vorgang in seinem Zusammenhange richtig, ohne wesentlichere Irrthümer darstellt. Unzutreffend ist nur die Angabe, dass alle diese Vorgänge, die Abplattung der Vakuole u. s. w. erst „im zweiten Stadium, beim Eintritt der Copulation mit der Fusszelle“ erfolgen. Nach meinen Beobachtungen geht dies Alles schon lange vor der Copulation vor sich; jedenfalls ist diese für die Vorgänge der Spitzenknopfbildung ganz gleichgültig. Benda scheint, wie später Niessing, den Spitzenknopf für das Centrosoma gehalten zu haben; ganz klar ist dies bei ihm freilich nicht ausgesprochen, aber der letzte, etwas unklar gehaltene Passus seines Vortrages lässt diese Ansicht unverkennbar durchblicken, eine Ansicht, die wir aufs entschiedenste bekämpfen müssen. Der Vortrag Benda's in der Anatomischen Gesellschaft vom Jahre 1892 ergänzt die referirten Mittheilungen durch die Darstellung des ersten Auftretens des hellen Bläschens im „Archiplasma“ und des kleinen Körnchens darin, sowie durch die bestimmte Angabe, dass der Sphärenrest mit der Spermatide zu Grunde geht.

Die Darstellung, die Moore (1893 S. 686) von den einschlägigen Verhältnissen bei der Ratte giebt, ist ein Gemenge von Richti-

Richtigem und Unrichtigem. Die Angabe von der Entstehung des Bläschens in der Sphäre aus dem Zusammenfluss mehrerer kleiner Vakuolen muss ich auf Grund meiner Erfahrungen als unzutreffend bezeichnen. Die Bildung des Spitzenknopfes wird richtig geschildert. Unrichtig ist aber wieder die Angabe, dass das Bläschen verschwindet; die richtige Entstehungsweise der „Kopfkappe" war Moore unbekannt geblieben.

Wir gelangen damit zu dem letzten Forscher, mit dessen Angaben wir uns zu beschäftigen haben, zu Niessing (1896). Da sich aber die Ausführungen Niessing's hauptsächlich auf das Meerschweinchen beziehen, so möchte ich auf seine Angaben in Verbindung mit einigen Beobachtungen eingehen, die ich an den sich zu Spermatozoen umgestaltenden Spermatiden dieses Thieres gemacht habe.

Ein hervorragend günstiges Objekt zum Studium der Bildungsweise der Appendikulargebilde am vorderen Pol des Kopfes ist der Hoden des Meerschweinchens, indem hier diese eine ausserordentliche Entwickelung zeigen. Beginnen wir mit der eben aus der Spermatocytentheilung hervorgegangenen Spermatide (Fig. 30). Betrachtet man diese, so fällt sofort neben dem runden Kern die Sphäre auf, als streng kugelförmiger Körper; sie ist um ein Geringes grösser als das entsprechende Gebilde der Ratte. An sauber hergestellten Eisenhämatoxylinpräparaten sehe ich sie im Innern zumeist homogen, nicht gekörnt, wie sie Niessing findet; ein Randstratum von ungleich grossen Körnern scheint hier dagegen in der That konstant zu sein, wodurch die Sphäre saumartig umfasst erscheint. Ebenso wie den Niessing-schen Körnern, muss ich mich auch den anderen Einzelheiten gegenüber, die Niessing in der Sphäre beschreibt (S. 121) ablehnend verhalten; weder von Centrosomen, die durch eine „Centrodesmose" mit einander verbunden seien, noch aber von den „zarten Fibrillenstrahlen", die von den Centralkörpern aus nach der Peripherie der Sphäre ziehen sollen, vermag ich an meinen Präparaten etwas zu sehen; höchst wahrscheinlich liegen hier die Centrosomen ausserhalb der Sphäre irgendwo im Cytoplasma, doch ist es mir nicht gelungen, sie hier in den Spermatiden darzustellen.

Die Veränderungen, die nun in der Sphäre Platz greifen, schliessen sich in ihren ersten Stadien aufs Engste an die entsprechenden Vorgänge in der Spermatidensphäre der Ratte an. Mitten in der Sphäre (Fig. 31) taucht plötzlich ein kleines rundes Bläschen auf, und in dessen Mitte ein anfangs ganz minimales

Akrosoma, das hier allerdings — abweichend von dem bei der Ratte bestehenden Verhalten — von vornherein eine grosse Neigung zur Schwarzfärbung bei der Eisenhämatoxylinmethode zeigt. Das Bläschen zeigt anfangs eine streng centrale Lage, wandert aber sehr rasch an den dem Kern angrenzenden Rand der Sphäre heran (Fig. 32), wobei es mit dem Kern in Berührung tritt. Auch hier scheint mir das Akrosoma ohne Anschluss an schon vorhandene Körnchen oder dergleichen in die Erscheinung zu treten. Meine Erfahrungen stehen in dieser Beziehung in vollem Widerspruch zu den Angaben Niessing's. Nach diesem Forscher vollzieht sich die Bildung des Akrosomas in der Weise, dass die Körnchen, mit denen seinen Beobachtungen gemäss die Sphäre erfüllt sein soll, „an Zahl abnehmen und sich durch Verschmelzung mit einander zu wenigen grösseren vereinigen. Je geringer ihre Zahl, desto grösser erscheint ihr Volumen, bis sie schliesslich zu einem grossen Korn zusammengeflossen sind." Ich muss demgegenüber nochmals betonen, dass nach meinen Befunden das Akrosoma von vornherein als einheitliches, sehr kleines Körnchen auftaucht und dann durch selbstständiges Wachsthum und nicht durch Verschmelzung mit anderen Körnchen allmählich sein späteres Volumen erreicht. Niessing's Angaben und ebenso auch seine Zeichnungen rufen die Vermuthung in mir hervor, dass diesem Forscher keine tadellosen Eisenhämatoxylinpräparate vorgelegen haben. Auch seiner Angabe, dass sich das helle Bläschen durch Zusammenfliessen mehrerer kleiner Vakuolen entwickelt, muss ich widersprechen.

Die weiteren Vorgänge sind auf den Figuren 33—39 vergegenwärtigt. Anders als bei der Ratte und bei den meisten übrigen Säugern sehen wir, dass das ursprünglich so unscheinbar angelegte Akrosoma ein rasches und kolossales Wachsthum erfährt, es gestaltet sich sehr bald zu einer umfangreichen Kugel (Fig. 33 u. 34), die von dem ebenfalls entsprechend vergrösserten, mit dem Kern verwachsenen Bläschen saumartig umfasst wird. Wenn die Kugel eine bestimmte Grösse erreicht hat, dann fängt sie an (s. auch Ballowitz 1891 S. 207), eine halbmondförmig abgeplattete Form anzunehmen (Fig. 36 u. 37). Mittlerweile hat das Bläschen seinen Umwachsungsprocess vollzogen, indem es sich um den grössten Theil des Kerns gestülpt hat; durch diese Ausbreitung wird das Bläschen für das grosse Akrosoma ge-

wissermaassen zu eng, der halbmondförmige Körper füllt jetzt daher das Bläschen am vorderen Kernpol prall aus, so dass sich die Konturen beider decken und es den Anschein gewinnt, als wäre zwischen Akrosoma und Bläschen — das wir jetzt schon als Kopfkappe bezeichnen dürfen — eine vollkommene Verwachsung eingetreten. Weniger innig scheint die Verbindung zu sein zwischen Akrosoma und Kern; gewöhnlich lässt sich eine schmale helle Spalte zwischen beiden nachweisen. Die Substanz des Akrosomas färbt sich mit Eisenhämatoxylin bei der gewöhnlichen Anwendungsweise noch immer tief schwarz; setzt man aber die Differenzirung nur um ein Geringes über das gewöhnliche Maass hinaus fort, so bekommt man merkwürdige Bilder, indem eine peripherische Zone des Akrosomas den Farbstoff abgiebt, während der Kern des Gebildes ihn festhält. Vielleicht liegt der Erscheinung eine Verschiedenheit in der Consistenz der centralen und peripherischen Partieen des Gebildes zu Grunde; im Allgemeinen findet man ja bei der Eisenhämatoxylinfärbung, dass dicht gebaute, kompaktere Körper das Hämatoxylin stärker fesseln, als weniger consistente. Ein durch färberische Differenzirung in zwei Schichten getheiltes Akrosoma zeigt die Fig. 35.

Durch das kolossale Anwachsen des Akrosomas tritt der kleine Sphärenrest sehr in den Hintergrund. Er gestaltet sich zunächst in Folge der Ausdehnung der Blase, mit der er verwachsen ist, ebenso wie bei der Ratte, zu einem halbmondförmigen, blassen Körper, der nicht gerade in der Mitte über der Wölbung des Akrosomas und der Kopfkappe seine Lage hat, sondern diesem Gebilde seitlich, asymmetrisch angeschmiegt liegt. Diese asymmetrische Lage nimmt in der Folge noch zu; das Halbmöndchen gleitet an der Wölbung des Akrosomas seitlich mehr und mehr herunter; man findet es (Fig. 36 u. 37), wenn das Akrosoma halbmondförmig geworden ist, an einem der seitlichen Spitzen dieses Gebildes. Weiterhin wird dann dem Sphärenrest dasselbe Schicksal zu Theil, wie bei der Ratte: er löst sich vollkommen von der Kopfkappe ab und man findet ihn dann sehr bald hinten, in dem beim Meerschweinchen etwas kürzeren, plumpen Protoplasmalappen, als stark färbbares, wieder zu seiner früheren rundlichen Form zurückgekehrtes Gebilde, bis er mit diesem Protoplasma untergeht.

Mittlerweile hat das Akrosoma nicht aufgehört zu wachsen;

zunächst behält es noch — unter beträchtlicher Zunahme an Umfang — seine Halbmondform bei; nachdem aber die Sphäre abgestossen ist, ändert es seine Form plötzlich und zeigt eine mehr oder weniger regelmässige dreieckige Gestalt (Fig. 38); an den beiden dem Kern zugewandten Winkeln des Dreiecks scheint die Kopfkappe zu inseriren. Mit dem Kern scheint das grosse Gebilde noch immer nicht in organischer Verbindung zu stehen, noch immer ist es bloss durch die Kopfkappe an ihn gebunden. Auf der nächsten Stufe zieht sich das Akrosoma stark in die Länge, der frei hervortretende Winkel des Dreiecks ragt jetzt meist zipfelförmig hervor; es ist jetzt grösser geworden, als der Kern selbst und tritt an Eisenhämatoxylinbildern höchst energisch hervor, da es noch immer die gleiche starke Färbbarkeit in Hämatoxylin zeigt. Aber von jetzt ab scheint wieder allmählich eine Reduktion des Gebildes einzutreten; es wird jetzt wieder etwas kleiner, kleiner als der Kern und vertauscht seine schmale Zipfelform mit einer plumperen, kürzeren Mitraform (Fig. 39). Eine weitere, sehr auffallende Erscheinung ist, dass sich das Akrosoma von diesem Zeitpunkt ab mit Eisenhämatoxylin nicht mehr so lebhaft färbt; statt der früheren tiefschwarzen Färbung zeigt es jetzt einen dunkelgrauen Ton. An den Kern ist das Akrosoma noch immer bloss durch die Kopfkappe befestigt, aber diese Verbindung ist um so fester, als die Kopfkappe jetzt bereits in ihrer ganzen Ausdehnung — natürlich das das Akrosoma bedeckende Stück abgerechnet — mit der Oberfläche des Kerns in so innige Verwachsung getreten ist, dass es im Bereich des Kerns oft gar nicht mehr als selbstständige Membran zur Geltung kommt, vielmehr nur als eine Verdickung des Kernkonturs erscheint. (In der Fig. 39 war die Verwachsung noch nicht erfolgt.) Dagegen wird die Kopfkappe im Bereich des Akrosomas von Neuem sichtbar, sie hebt sich jetzt an dessen ganzer Peripherie als heller Saum ab. Dieses abermalige Hervortreten der Kopfkappe beruht meiner Ansicht nach nicht auf einer Ablösung dieser von der Oberfläche des Akrosomas, sondern auf einer starken Verdickung der nach wie vor mit dem Akrosoma fest verwachsenen Haut.

Von diesem letzteren Bilde ist zu dem Bilde des ausgereiften Spermatozoons des Meerschweinchens (Fig. 40) nur noch ein kleiner Schritt. Das Akrosoma stellt sich nun als eine breite

halbmondförmige, über den vorderen Pol des Kerns gestülpte Mütze dar, freilich nur bei der Flächenbetrachtung des Samenfadenkopfes, bei der seitlichen Betrachtung erscheint es als schmaler spiessförmiger Fortsatz des Kopfes, da das ganze Gebilde blattartig beschaffen, stark abgeplattet ist. Die Kopfkappe erscheint mit der Oberfläche des Kopfes vollkommen verwachsen; sie gelangt bloss als „dunkle, scharfgezogene Randbegrenzung" (Ballowitz) des Kopfes zum Ausdruck. Zwischen der vorderen Peripherie des Kopfes und der Aushöhlung des Akrosomas findet sich noch immer ein schmaler, sichelförmiger Spaltraum, nur scheint er jetzt nicht mehr, wie früher, von einer wasserhellen Flüssigkeit, sondern von einer blassen Substanz ausgefüllt zu sein, einer Kittsubstanz, die zur Sicherung der Verbindung zwischen Kopf und Akrosoma dient. Man kann das Auftreten dieser Zwischenmasse von Schritt zu Schritt verfolgen in den letzten Reifestadien des Spermatozoenkopfes; fraglich bleibt nur, ob sie ein Produkt des Kopfes oder des Akrosomas, also ein Kern- oder ein Cytoplasmaderivat ist. Die Färbbarkeit des Akrosomas in Eisenhämatoxylin ist noch weiter zurückgegangen, dabei zeigt das Akrosoma ein eigenartiges Verhalten bei dieser Färbung: in seinem vordersten Abschnitt färbt es sich am lebhaftesten; von hier nach hinten verliert sich die Färbung allmählich völlig; ganz hinten aber, an der hinteren Grenze des Akrosomas stellt sich wieder saumartig ein dunkler Farbenton ein, wodurch das Akrosoma gegen den obenerwähnten Zwischenstreifen scharf abgegrenzt erscheint.

Der riesige helmförmige Anhang am vorderen Ende des Samenfadenkopfes des Meerschweinchens ist also nichts anderes, als das Homologon des kleinen Spitzenknöpfchens anderer Säugethiere, des Gebildes, das Jensen (1887) bei der Ratte als Hakenstäbchen beschrieben hat. Wir haben es nicht mit einer besonderen, nur dem Meerschweinchen zukommenden Bildung, sondern nur mit der auffallend mächtigen Entwickelung eines, wie es scheint, bei jedem Säuger vorkommenden Gebildes, des Akrosomas zu thun. Dies erkannt und klar ausgesprochen zu haben, ist das Verdienst von Ballowitz (1891, S. 208).

Doch kehren wir zu unserem eigentlichen Untersuchungsobjekt, der Ratte, zurück. Wir hatten die Spermatiden verlassen, nachdem sich der Sphärenrest abgetrennt hat von der Kopfkappe. Die weiteren Vorgänge werden dadurch eingeleitet, dass der Kern in den vorderen, der Kanalwand zugekehrten Pol der Zelle rückt und zwar so weit, bis er an diesem Pol nackt aus der Zelle hervorragt, so dass das Cytoplasma schliesslich nur als lappenförmiger Anhang seiner hinteren Peripherie angefügt ist. Hand in Hand damit nimmt der Kern allmählich eine ellipsoidische Gestalt an (Fig. 25). Auch vollzieht sich im Innern des Kerns eine kleine Veränderung, indem das Gerüstwerk einfacher wird, offenbar durch Auflösung der feineren Structuren. Was noch von dem Gerüst übrig bleibt, schliesst sich mehr und mehr an die innere Fläche der Kernmembran an, der Centraltheil des Kernraumes erscheint jetzt entweder ganz homogen oder nur von sehr spärlichen chromatinarmen Gerüstfäden durchzogen. Die oben beschriebene Kruste im Bereich der vorderen, von der Kopfkappe bedeckten Kernhälfte tritt allmählich zurück. Mit der zunehmenden Verlängerung des Kerns werden alle diese Veränderungen viel ausgesprochener. Die vielen kleinen Chromatinbrocken, die wir früher in das Kerngerüst eingebettet sahen, schwinden jetzt zum grossen Theil, die übrig bleibenden fliessen zu 4—5 tropfenartigen, an der Kernmembran liegenden Gebilden zusammen, die noch immer in einem sehr feinen Lininnetzwerk suspendirt erscheinen.

Mit der Verlängerung des Kerns gelangt auch die Asymmetrie des späteren Samenfadenkopfes mehr und mehr zum Ausdruck. Sie prägt sich vor allem aus in der besonderen Insertionsweise der Kopfkappe. Diese ist nicht symmetrisch über den vorderen Pol gestülpt, sondern reicht auf der einen Seite beträchtlich tiefer hinunter, als auf der anderen, dadurch schon die beiden Seiten des Kerns anzeigend, die in der Folge zur convexen und concaven Seite des Samenfadenkopfes werden sollen. Das Akrosoma ist jetzt höchst unscheinbar geworden; es ist ein winziges, abgeplattetes Gebilde, das nur an der Hand der Erythrosinfärbung etwas lebhafter hervortritt, indem es dabei oft eine intensiv rothe Färbung annimmt, besonders an Eisenhämatoxylinpräparaten. Der hintere Pol des Kerns vertauscht seine abgerundete Form mit einer wie querabgeschnittenen, wo-

durch sie eine Basalfläche erhält. Oft ist diese Basalfläche von Anfang an nicht senkrecht zur Längsachse des Kerns gestellt, sondern etwas schief, worin schon eine weitere Annäherung an die spätere Form gegeben ist. Die Seite des stumpfen Winkels entspricht natürlich der späteren concaven Seite; an ihr erstreckt sich die Kernkappe nur wenig herunter; auf der Seite des spitzen Winkels, der späteren convexen Seite dagegen sehen wir die Kernkappe fast zur Basalfläche des Kerns herunterziehen. Die schiefe Basalfläche hat sich in solcher Weise angelegt, dass die Anheftungsstelle der Centrosomen und des Achsenfadens nicht in ihren Mittelpunkt zu liegen kommt, sondern mehr nach der Seite des stumpfen Winkels gerückt ist, nach der Seite, an der die Kopfkappe weniger tief hinunterreicht.

Fig. 26 u. 27 unterscheiden sich von diesem Bilde bloss durch die Zunahme des Kopfes an Länge. Dies ist nun das Stadium, wo die Spermatide in den Fortsatz der Fusszelle aufgenommen wird. Als völlig neue Erscheinung erkennen wir in einem weiteren Stadium (Fig. 28) die schon ziemlich weit vorgeschrittene Umkrümmung des vorderen Kernpoles. Das vordere Ende spitzt sich jetzt allmählich hakenförmig zu. An der Endspitze des verdünnten Theiles oder etwas unter dem Ende am Anfang der concaven Seite bemerkt man noch immer das Akrosoma als kleines, mit Erythrosin hellroth gefärbtes Gebilde. Die Kopfkappe ist noch immer sehr deutlich sichtbar, oft erscheint sie sogar noch mehr wie früher bauschig vom Kern abgehoben. Sie schlägt sich über beide Seiten des Kerns, doch nicht in gleicher Ausdehnung; auf der concaven Seite bloss im Bereich des oberen Drittels, auf der convexen dagegen fast bis zur Grundfläche herunter. — Die Homogenisirung des Kopfes hat noch zugenommen, doch vermag man mit dem Eisenhämatoxylinverfahren noch immer 2—3 schwarze Klumpen und eine peripherisch gelegene, ausserordentlich feine Granulirung nachzuweisen. Mit den gewöhnlichen Kernfarbstoffen ist der Kopf jetzt nicht mehr so leicht darstellbar.

In Fig. 29 sehen wir schliesslich ein Stadium, das dem ganz fertigen Zustande schon sehr nahe kommt. Die charakteristische Hakenform ist nunmehr vollkommen ausgeprägt, der Samenfadenkopf — als solchen kann man den früheren Kern jetzt schon bezeichnen — ist etwas kleiner und zugleich schlanker,

zierlicher geworden. Eines unterscheidet nur noch dieses Bild vom definitiven Zustande: das Verhalten der Kernkappe. Sie hebt sich noch immer frei vom Kopfe ab und ragt namentlich über die Spitze des Kopfes ein Stückchen hervor, den Retzius'schen (1881) „Spiess" bildend. Das Akrosoma entzieht sich auf diesem Stadium schon der Darstellung auf färberischerem Wege; dass es auch im reifen Spermatozoon da ist, wissen wir aus den Untersuchungen von Jensen (1887), auf die hier hingewiesen sein mag.

In dem ausgereiften Spermatozoon wird die Kopfkappe sehr unscheinbar und ist bloss an der Hand einer sehr minutiösen Untersuchung des Samenfadens, wie sie uns zuerst von Jensen in seiner so hervorragenden Arbeit (1887), dann auch von Ballowitz gegeben wurde, zu erkennen. Jensen schildert sie (S. 403) bei der Ratte als eine durchsichtige, vorn spitz auslaufende Röhre von offenbar sehr fester Beschaffenheit. Nach hinten zu umgiebt die Kopfkappe den Samenfadenkopf oft bis zu seiner Grundfläche. Doch ist dies das seltenere Verhalten, in der Regel hört sie schon etwas vor dem hinteren Kopfpol mit einer schrägen, deutlich erkennbaren Linie auf. Vor Jensen hat übrigens schon Helmann (1879) die Kappe bei der Ratte abgebildet. Das Akrosoma an den ausgereiften Spermatozoen der Ratte hat Jensen entdeckt: es liegt hier nicht mehr streng an der Spitze des Samenfadenkopfes, sondern als minimales stäbchenförmiges Gebilde („Hakenstäbchen") etwas nach der concaven Seite hin davon. Jensen giebt an, dass es noch fester als mit dem Samenfadenkopfe mit der Kopfkappe verbunden ist. Ich möchte im Anschluss an diese Angabe bemerken, dass beim Hunde das Akrosoma mit dem Kopfe überhaupt nicht in Verbindung steht, sondern an der Innenseite der nach vorn ausgezogenen Spitze der Kopfkappe, des Spiesses, befestigt ist.

Der Kopf des ausgereiften Spermatozoons zeigt noch mehrere andere Einzelheiten, auf die ich hier indess nicht eingehen möchte. Die letzten Differenzierungen des Kopfes lagen ausserhalb des Bereichs meiner Untersuchungen, bei denen es ja hauptsächlich darauf ankam, zu erforschen, aus welchen Theilen der Spermatiden die Bestandtheile des ausgereiften Samenfadens hervorgehen. Der Haupttheil des Samenfadenkopfes ist also ein Kerngebilde, die accessorischen Theile vorn an der Spitze des Kopfes sowie auch die Kopfblase sind dagegen Protoplasmaderivate. Es ist wichtig zu wissen, dass gerade der Theil des Samenfadenkopfes, der bei der Befruchtung zuerst in das Ei hineindringt, umgewandeltes Cytoplasma ist.

Die Bildung des Schwanzes.

Die erste Anlage des Schwanzes gehört einer viel früheren Phase an, als vielfach angenommen wird. v. Ebner z. B. in seiner Arbeit aus dem Jahre 1888 lässt den Schwanz erst entstehen, nachdem die Spermatide mit der Fusszelle bereits in Verbindung getreten ist, zu einer Zeit also, wo der Kern längst schon ganz oval geworden und in den einen Zellpol verlagert ist. Er meint, dass eben diese Verbindung eine Vorbedingung sei für die Bildung des Achsenfadens. Indess lagen schon zur Zeit der Veröffentlichung der v. Ebner'schen Arbeit dahingehende Aeusserungen vor, dass oft schon an den freiliegenden, rundkernigen Spermatiden die ersten Spuren eines Schwanzes nachweisbar sind. So bemerkt Helman (1879), dass der Schwanz schon bei Rundzellen von bedeutender Länge sein kann. Renson (1882) legt ebenfalls Gewicht darauf, dass man oft Schwänze beobachtet, bevor am Kern Veränderungen erkennbar wären; v. Brunn (1887) beschreibt gleichfalls an den freien Spermatiden schon recht lange Fäden. Seitdem häuften sich die Beobachtungen, die unwiderleglich zeigen, dass die „Copulation" für die Anlage des Schwanzes durchaus nicht nothwendig sei, dass man vielmehr diesen stets schon angelegt finde, wenn die Spermatide mit der Stützzelle in Copulation tritt.

Indess muss ich auf Grund meiner Untersuchungen sagen, dass die allerersten Stadien der Schwanzbildung bei Säugern bisher von keinem einzigen Forscher gesehen wurden, auch von den genannten nicht. Denn auch die allerletzten Erforscher dieses Gegenstandes, wie Benda, Hermann, Niessing zeichnen als erste Stadien der Entstehung des Schwanzes Bilder, an denen man den Schwanz in Verbindung mit dem Kern sieht, und ähnlich lautet auch die Beschreibung, die sie von diesen Vorgängen geben. So schildert z. B. Niessing S. 125 das erste Auftreten des Schwanzfadens beim Meerschweinchen folgendermaassen: „Am hinteren Kernpol ist ein feines kurzes Fädchen zu bemerken, das an der Kernmembran seinen Ursprung nimmt." Aus diesem Befunde müsse man schliessen, dass der Achsenfaden aus Bestandtheilen des Kerngerüstes hervorgehe. Und ebenso heisst es auf S. 120, „der Achsenfaden entspringt also direkt aus dem Kern", ferner auf S. 135 in Betreff der Ratte und Maus „..... der

als dünnes Fädchen aus dem hinteren Kernpol hervorwachsende Achsenfaden."

Ich habe dagegen gefunden, dass dem Stadium, das der Niessing'schen Beschreibung zu Grunde liegt, ein Stadium vorausgeht, in dem der schon angelegte Achsenfaden unabhängig vom Kern frei im Zellprotoplasma liegt, in Verbindung aber mit etwas Anderem, nämlich mit den Centrosomen. Erst durch Heranwanderung der Centrosomen und des Achsenfadens an den Kern und durch ihre Anlöthung daran wird das bisher als jüngstes aufgefasste Stadium erreicht. Ich will aber gleich hervorheben, dass sich die mitzutheilenden Beobachtungen lediglich auf die Ratte beziehen; bei anderen Säugern ist es mir bisher nicht gelungen, Präparate zu erhalten, die diese feinen Verhältnisse mit der erforderlichen Klarheit zur Ansicht bringen würden. Dass die Sache aber auch anderswo principiell nicht anders liegt, ist im höchsten Grade wahrscheinlich.

Gehen wir zurück zur Spermatide, die unlängst erst aus der zweiten Spermatocytentheilung hervorgegangen ist, aber schon einen völlig rekonstruirten Kern zeigt. Wir sagten, dass in diesen Zellen neben dem Kern im Cytoplasma drei Dinge die Aufmerksamkeit fesseln. Zwei davon, die Sphäre und den chromatoiden Nebenkörper haben wir bereits abgehandelt; das dritte Gebilde soll jetzt seine Schilderung finden.

Betrachtet man sehr aufmerksam an gelungenen Eisenhämatoxylinpräparaten die Peripherie der Zelle, so bemerkt man (s. z. B. Fig. 16) an ihrer Oberfläche an einer bestimmten Stelle zwei schwarze runde Körnchen. In den ersten Stadien der Spermatiden, d. h. unmittelbar nachdem sie aus der zweiten Spermatocytentheilung hervorgegangen sind, ist es sehr schwer, sie nachzuweisen, offenbar aus dem Grunde, weil sie sehr klein und unscheinbar sind; wenn sich aber der Kern zu seiner vollen Grösse entwickelt, die Sphäre sich von Neuem herausgebildet hat, nehmen auch die Körnchen an Umfang zu und treten etwas lebhafter hervor. Jetzt erkennt man auch, dass von den beiden Körnchen eines um ein geringes grösser ist als das andere.

Die beiden Körnchen stellen nun ohne Frage die Centrosomen der Spermatide dar. Die oberflächliche Lage, die sie zeigen, ist zwar auf den ersten Blick eigenartig, sie wird aber verständlicher, wenn man sich dessen erinnert, dass bei der zweiten

Spermatocytentheilung die beiden Spindelpole mit ihren „Polkörperchen“ wegen der geringen Menge des Cytoplasmas bereits eine ganz oberflächliche Lage hatten; so braucht denn nach der Vollendung der Mitose und der Zelltheilung das Centrosom der Tochterzelle bloss an Ort und Stelle zu bleiben, um jene Lagerung zu zeigen, die die beiden Körnchen in den Spermatiden aufweisen. Wann die Verdoppelung des bei der Spermatocytenmitose immer einfach gefundenen Centrosomas erfolgt, vermag ich nicht anzugeben; offenbar während der Anaphasen der Mitose.

Ueber alle Diskussion erhaben würde natürlich die Centrosomennatur der Körnchen stehen, wenn es mir gelungen wäre, sie continuirlich von den Polkörperchen der Mitose her in die Spermatide zu verfolgen. Das ist mir leider nicht gelungen und ich gebe zu, dass meine Untersuchungen hier eine kleine Lücke zeigen. Diese Lücke wird nun aber zum Glück auf ein Minimum reducirt durch den Umstand, dass Meves in einer nach Abschluss meiner Untersuchungen veröffentlichten vorläufigen Mittheilung (1897) in den Spermatiden von Salamandra eine ganz ähnliche oberflächliche Lage der Centrosomen beschreibt, wobei es ihm gelungen ist, sie continuirlich von den Centrosomen der Spermatocyten abzuleiten. Angesichts der fast in allen Stücken bestehenden grossen Analogie zwischen den einschlägigen Verhältnissen bei Salamandra und der Ratte darf man die Beobachtungen von Meves als entscheidenden Beweis für die Centrosomennatur der beiden Körnchen bei der Ratte heranziehen.

Aber was sollten diese constanten und in ihrer Lagerung so typischen Bildungen sonst auch sein? Die einzige Möglichkeit, die überhaupt in Betracht kommen könnte, und die ich mir in der That auch vorgelegt habe, wäre die, dass hier Dinge vorliegen, die genetisch mit dem Flemming'schen Zwischenkörperchen zusammenhängen. Diese Möglichkeit muss aber von der Hand gewiesen werden, wenn man sich erinnert, dass das Zwischenkörperchen nach Abschluss der zweiten Spermatocytenmitose schliesslich eine ganz extracelluläre Lage einnimmt; es liegt eingeschlossen in den Sphaerenrest, der sich von einer Spermatide brückenartig zur andern hinüberspannt, nurmehr in ziemlich loser Verbindung mit diesen. Die ganze Spindelbrücke gehört ihrem ganzen Habitus nach nicht mehr zur Zelle, sondern ist sammt dem Zwischenkörperchen darin als ein eliminirtes, dem

Untergang geweihtes Organ aufzufassen. Aus diesem frei zwischen den Zellen gelegenen Gebilde müsste also das Zwischenkörperchen wieder in die Spermatide von aussen her hineinwandern, eine Annahme, die selbst den bescheidensten Anforderungen in Bezug auf Wahrscheinlichkeit nicht gerecht wird. Dann kommt noch hinzu, dass die grossartig aktive, kinetische Funktion, die die beiden oberflächlichen Körnchen in der Spermatide bei den weiteren Vorgängen, wie wir sehen werden, zeigen, bei einem Zwischenkörperchen etwas völlig Neues und Unerhörtes wäre; nirgends sonst kommt dem Zwischenkörperchen eine solche Rolle zu, weder im Thierreich, wo es überhaupt ein sehr rudimentäres Gebilde darstellt, noch aber im Pflanzenreich, wo es ja bekanntlich lediglich zur Bildung der Zellhaut dient.

Gerade diese weiteren Vorgänge schliessen, wie wir sehen werden, die überzeugendsten Argumente für die Centrosomennatur der fraglichen Körnchen in sich, besonders der Umstand, auf den ich schon jetzt hinweisen möchte, dass die Körnchen zuletzt zu dauerndem Aufenthalte als „Endknöpfchen" in das Mittelstück des reifen Samenfadens aufgenommen werden, in dasjenige Stück also, von dem wir bei dem Befruchtungsvorgang die Wirkungen ausgehen sehen, die überall sonst an das Centrosoma geknüpft sind.

Es wären nun noch über die Lage der Centrosomen einige weitere Einzelheiten mitzutheilen. Die beiden Körnchen liegen in allen typischen Fällen genau auf der Oberfläche der Zelle, in einer Linie mit deren Grenzkontur, dicht nebeneinander. Meves giebt in seiner vorläufigen Mittheilung für Salamandra eine abweichende Lagerung der beiden Centrosomen an, indem die sie verbindende Linie senkrecht auf die Oberfläche stehen und demnach also nur eines von den beiden Körperchen eine streng oberflächliche Lage besitzen soll. Darin würde sich also ein kleiner Unterschied zwischen Ratte und Salamandra aussprechen.

Es fragt sich weiterhin: zeigt die Stelle der Zelloberfläche, an der die Centrosomen liegen, eine Gesetzmässigkeit, d. h. steht sie in konstantem räumlichen Verhältniss zu den beiden Polen der Zelle oder nicht? Nach sorgfältiger Prüfung dieser Frage kann ich sie bejahen. Auffallend häufig findet man die beiden Körnchen ungefähr an der Mitte einer der Langseiten der zumeist leicht länglichen Spermatide. Da es aber auch Spermatiden von mehr

rundlicher Form giebt, an denen also eine derartige Lagebestimmung der Centrosomen nicht möglich ist, so ist eine zweite Lagebeziehung dieser wichtiger und zuverlässiger: die Beziehung zu der Sphäre. Bezeichnet man den Kernpol, dem die Sphäre anliegt, als den vorderen, den ihm gegenüberliegenden als den hinteren, so liegen die Centrosomen ungefähr entsprechend der Mitte zwischen den diesen beiden Polen entsprechenden Stellen der Zellperipherie, oft allerdings etwas weiter nach vorn oder nach hinten gerückt.

In einem kleinen Bruchtheil der Fälle findet man die Centrosomen von vornherein nicht ganz auf der Oberfläche liegen, sondern etwas darunter, schon in das Cytoplasma eingebettet; in solchem Falle fehlt niemals ein kleiner heller Hof um sie herum.

Die beiden Centrosomen bilden nun den Ausgangspunkt für die Bildung des Eimer'schen (1874) Achsenfadens. Aus ihnen wächst das Fädchen hervor, anfangs so unscheinbar, dass nur die sorgfältigste Beobachtung seine Spur zu erkennen vermag, dann aber etwas deutlicher hervortretend. Man sieht zuerst zwischen den beiden Körnchen eine minimale dunkle Verbindungsmasse auftreten; diese setzt sich dann auf der Seite des kleineren Körnchens über die Centrosomen hinaus fort, sich auf der Oberfläche der Zelle hinschiebend. Die Fädchenanlage präsentirt sich zunächst als eine kurze, lineare Verdickung der Zelloberfläche. Dass aber nicht etwa thatsächlich eine solche im Spiele ist, d. h. dass es sich nicht um eine „Herausdifferenzirung" aus den oberflächlichsten Lagen des Zellplasmas handelt, ergiebt sich daraus, dass es Fälle giebt, in denen das Fädchen von vornherein eine mehr freie, über die Zelloberfläche hinausragende Lage aufweist. Das Fädchen wächst wirklich aus den Centrosomen hervor, als ein Ausscheidungsprodukt dieser; das Protoplasma ist für seine Entstehung meiner Ansicht nach nur insoweit wichtig, als es an die Centrosomen die Stoffe abgiebt, die sie zur Hervorbringung des Achsenfadens brauchen. Die Centrosomen müssen demnach mit der Fähigkeit der Assimilation ausgestattet gedacht werden, eine Forderung, die ja auch den Anschauungen M. Heidenhain's entspricht. Um Missverständnissen vorzubeugen, will ich nochmals hervorheben, dass daran nicht zu denken ist, dass sich die Substanz der schwarzen Körnchen unverändert in

den Faden fortsetze; der Faden wird von einer ganz anderen, blasseren Substanz gebildet, es kann sich nur um eine Art von Ausscheidungsprodukt der Centrosomen handeln.

Dass das Fädchen sich zunächst an der Oberfläche hinzieht und nicht gleich frei aus der Zelle heraushängt, muss selbstverständlich erscheinen, wenn man bedenkt, dass die Spermatiden in jener frühen Epoche dicht gedrängt beisammen liegen; es ist also für das Fädchen, wenn es sich nicht einwärts in die Zelle entwickeln soll, die tangentiale Lage überhaupt die einzig mögliche. Wenn Meves für Salamandra angiebt, dass dort das Fädchen von vornherein geisselartig aus der Zelle hervorragt, so hängt dies eben mit der lockereren Anordnung der Spermatiden bei Salamandra zusammen. — Das Fädchen ist anfangs, wie gesagt, ganz kurz, nicht sehr scharf begrenzt.

Da das Fädchen von einem Punkte der Oberfläche aus den Zellkontur entlang wächst, so sind natürlich zwei Wachsthumsrichtungen denkbar: es kann nach dem vorderen (Fig. 20) oder dem hinteren Zellpol hin (Fig. 16) wachsen. Beides kann vorkommen, wie ich mich durch sehr sorgfältige Untersuchungen an solchen Zellen, wo nebst dem Fädchen noch als Orientierungspunkt die Sphäre sichtbar war, überzeugen konnte. Natürlich ist die Wachsthumsrichtung schon durch das gegenseitige Lageverhältniss der beiden Centrosomen in voraus bestimmt, da ja das Fädchen, wie erwähnt, immer auf der Seite des kleineren Körnchens hervorwächst.

Gleich nach der ersten Anlage des Achsenfadens zeigen die Centrosomen eine zweite Erscheinung: sie treten eine Wanderung an, indem sie von der Oberfläche der Zelle durch das Cytoplasma hindurch in der Regel auf dem kürzesten Wege zum hinteren Kernpol hinschreiten, um sich mit ihm zu verbinden. Es ist dies ein ganz merkwürdiger Vorgang, der irgendwie mechanisch begründet sein muss. Vielleicht sind, wenn auch unsichtbar, Reste der früheren Zugfasern, d. h. derjenigen Spindelfasern, die die Centrosomen mit dem Kern verbanden, vorhanden, und vielleicht ist es die Contraction dieser, die die Annäherung der Centrosomen an eine bestimmte Stelle des Kerns bewirkt. Eine solche Hypothese schwebt freilich deshalb ganz in der Luft, weil es nicht gelingt, dergleichen Fäden in den Spermatiden nachzuweisen. Es können aber vielleicht noch viel komplicirtere Kräfte

im Spiele sein, etwa eine spontane, automatische Bewegung der Centrosomen selbst, in Verbindung mit chemotaktischen Einwirkungen, die die Richtung ihrer Wanderung bestimmen.

Die Art und Weise, wie das Centrosom an die betreffende Stelle am hinteren Kernpol hingelangt, wird der Leser aus der Vergleichung der Figg. 16—24 leicht erkennen. Man kann typische und atypische Fälle unterscheiden. In den typischen Fällen wandern die Centrosomen auf dem nächsten Wege zu der Kernmembran hin, das Fädchen je nach seiner Lage entweder nach sich hinziehend oder vor sich herschiebend; im ersteren Falle — d. h. wenn das Fädchen in der Richtung des hinteren Zellpols hervorgewachsen war — wird sich die definitive Einstellung des Fadens rascher und einfacher vollziehen können als im letzteren Falle, d. h. wenn sich der Faden in der Richtung des vorderen Zellpoles angelegt hatte, in welchem Falle der Faden früher oder später noch um das grössere Centrosoma herum eine Drehung um 180° beschreiben muss. Aber es giebt auch viele atypische Fälle, wo einerseits die Centrosomen bei ihrer Hinwanderung zum hinteren Kernpol Umwege zu beschreiben scheinen, andererseits die Stellung des Fädchens zu den Centrosomen eine derartige ist, dass man annehmen muss, dass es um die Centrosomen herum während des Vorganges der Hinwanderung unnöthige Rotationen beschreibt. In allen Fällen aber bietet das frei im Zellplasma liegende Centrosomenpärchen mit dem kometenschwanzartig daran hängenden Achsenfaden ein sehr charakteristisches und zierliches Bild. Es ist bei der Ratte an richtig hergestellten Eisenhaematoxylinpräparaten gar nicht so schwer, Spermatiden zu finden, in denen man die Centrosomen sammt dem Fädchen gerade in der Wanderung begriffen sieht; auf Schritt und Tritt begegnet man, sobald man einmal auf die Sache aufmerksam geworden ist, entsprechenden Zellen, natürlich starke Immersionen und aufmerksame Beobachtung vorausgesetzt. Es ist mir geradezu ein Räthsel, wie so diese zierlichen „Kometenbilder" der Aufmerksamkeit Niessing's entgangen sind, welcher Forscher doch auch den Rattenhoden untersucht und durchweg das Eisenhämatoxylinverfahren benützt hat.

Der Wanderungsvorgang vollzieht sich schon in sehr frühen Stadien der Spermatiden, lange schon bevor der Kern eine längliche Form angenommen hat; ich habe die Centrosomen schon

mit einem Fädchen ausgestattet im Innern des Zellplasmas liegen sehen, bevor noch Bläschen und Akrosoma in der Sphäre in die Erscheinung getreten sind. Die Verbindung der Centrosomen mit dem Kern erfolgt freilich in der Regel zu einer Zeit, da die Entwicklung der Kopfkappe bereits ziemlich vorgeschritten ist, aber doch noch immer im Rundkernstadium der Spermatide.

Die Verbindungsstelle der Centrosomen mit dem Kern kennzeichnet dessen hinteren Pol, aber diese Stelle liegt bei der Ratte dem durch die Anheftung des Akrosomas an die Kernmembran gekennzeichneten vorderen Kernpol nicht streng gegenüber; verbindet man die beiden Punkte mit einander, so wird der Kern in zwei etwas ungleiche Hälften getheilt. Es ist also hierdurch schon die spätere asymmetrische Form des Samenfadenkopfes vorgezeichnet. Rundkernige Spermatiden mit einem scheinbar schon vom Kern entspringenden Achsenfädchen, d. h. Spermatiden, bei denen sich die Centrosomen bereits mit dem Kern in Verbindung gesetzt haben, gehören zu den gewöhnlichsten Beobachtungen; es sind das die altbekannten Formen, die man bisher, selbst den letzten Forscher, Niessing, eingeschlossen, für die ersten Stadien der Achsenfadenbildung gehalten hat.

Von den beiden Centrosomen verbindet sich nur das grössere direkt mit der Kernmembran, das kleinere bleibt immer durch einen deutlich wahrnehmbaren Zwischenraum davon getrennt. Die Verlöthung des grösseren Körnchens mit der Kernmembran muss zunächst eine sehr innige sein; man bekommt den Eindruck, als würde es der Membran nicht nur äusserlich ankleben, sondern in sie geradezu aufgenommen sein, indem das Körnchen eine nicht nur nach aussen sondern auch nach dem Kerninnern hin hervorragende Anschwellung der Kernmembran zu bilden scheint. Wir werden aber sehen, dass dies nur ein vorübergehendes Verhalten ist, indem das Körnchen aus der Membran bald wieder ausgeschaltet wird.

In unmittelbarer Nähe der Einpflanzungsstelle des Achsenfadens findet man jetzt immer den chromatoiden Nebenkörper, der irgendwie, sei es durch aktive Wanderung, sei es durch irgendwelche Strömungen oder Plasmaumlagerungen in der Zelle, an die betreffende Stelle hingelangt ist.

Der Befund, der im Vorstehenden mitgetheilt wurde, enthüllt zuerst die wahre Entstehungsweise der Geissel bei einem Säuger; für den Gesammtkreis der Wirbelthiere stellt er aber durchaus nicht den

ersten Nachweis dieses wichtigen Sachverhaltes dar. Derjenige Forscher, der zuerst die Entstehung des Achsenfadens aus dem Centrosoma bei einem Wirbelthier (Selachier) erkannt hat, ist unstreitig J. E. S. Moore (1896). Freilich lässt die Beschreibung, die er von diesen Verhältnissen giebt, an Klarheit viel zu wünschen übrig; speciell lässt der Autor den Leser etwas im Ungewissen, ob das Fädchen aus dem Centrosoma oder der Sphäre hervorgehe. Aber die Abbildungen, so z. B. Fig. 80 und 81 sprechen unverkennbar in ersterem Sinne. Wenn ich den etwas unklar gefassten Text richtig verstehe, so beschreibt Moore (S. 294) den Vorgang folgendermassen: Nach der letzten Reifetheilung der Spermatocyten beschreibt die Spermatidensphäre, die hier auch die Centrosomen in sich schliessen soll, eine Wanderung von der polaren Seite des Kerns in der Richtung nach dessen aequatorialer Seite hin, aber ungefähr auf halbem Wege bleibt die Sphäre in der Nähe der Oberfläche stehen, die beiden Centrosomen rücken ganz an den äusseren Rand der Sphäre hinaus, und von dieser Stelle der Sphäre her (das „from this" der Moore'schen Beschreibung kann wohl nur auf das vorangehende „outer archiplasmic surface" bezogen werden) wächst ein feiner protoplasmatischer Faden zur Zellperipherie hin und darüber hinaus. Von dieser Beschreibung weichen meine Befunde hauptsächlich in zwei Punkten ab: 1. finde ich die Centrosomen von Anfang an ausserhalb der „Sphäre" gelegen, 2. wächst das Fädchen nicht aus der Sphäre heraus, sondern aus den unabhängig von der Sphäre gelegenen Centrosomen. Auch die weiteren Angaben Moore's müssen Zweifel hervorrufen, besonders die Angabe, dass der abgelöste und in den hinteren Plasmalappen wandernde Sphärenrest bei Selachiern nicht untergehe, sondern gemeinsam mit einem zweiten Körper, den Verf. „Nebenkern" nennt, und der offenbar mit unserem „chromatoiden Nebenkörper" identisch ist, die protoplasmatischen Hüllen des Achsenfadens im Bereich des Mittelstückes bilde. Bei der Ratte geht der Sphärenrest bestimmt spurlos unter.

Viel entschiedener hat sich Bühler (1895) für den Ursprung der Geissel aus dem Centrosoma bei Bufo ausgesprochen. Indessen scheinen mir die Angaben Bühler's sowohl nach dem, was ich selbst bei der Ratte gesehen habe, wie auch namentlich nach den Erfahrungen von Meves an einem anderen Amphibium, an Salamandra, sehr der Nachprüfung zu bedürfen. In den Spermatiden findet Bühler die Attractionssphäre flach dem Kern aufliegend; sie soll ein oder zwei Centralkörper in sich schliessen. Ist der Kern zur annähernd homogenen Kugel geworden, so wird das Centrosoma (wenn es zwei sind, das grössere) in die Kernmembran aufgenommen. Aus diesem Centrosoma soll nun das Fädchen hervorgehen, aber was sehr befremdend ist, nicht, wie etwa bei der Ratte, durch Hervorwachsen einer substantiell von dem Centrosoma verschiedenen Masse, sondern durch direkte Verlängerung des Centrosoms. Noch weniger vertrauenerweckend ist die Angabe, dass aus dieser Bildungsweise gerade das Mittel-

stück ausgeschlossen sein soll. Das sich zuerst zu einem stäbchen- oder lancettförmigen Gebilde, dann erst zu einem Faden verlängernde Centrosom soll nur zu dem Haupt- und Endstück der Geissel werden, während gerade das Mittelstück eine ganz andere Herkunft hat, indem es aus einer kugelförmigen Vorstülpung des Kerns an der Ansatzstelle des Centrosoms hervorgeht.

Die wichtigste Mittheilung, über die ich hier zu berichten habe, ist die von Meves (1897)[1]. Sie führt den überzeugenden Nachweis der Herkunft des Achsenfadens aus dem Centrosoma bei Salamandra. In den jungen Spermatiden dieses Thieres findet Meves die Centrosomen an der Zellwand liegend; ihre Verbindungslinie steht senkrecht zu dieser. Die Bildung des Samenfadens beginnt damit, dass von dem einen mehr peripher gelegenen Centralkörper ein feines Fädchen auswächst, das die erste Anlage des Achsenfadens darstellt. Weiterhin werden die Centralkörper mit dem Achsenfaden gegen das Centrum der Zelle hin verlagert. In der Folge verwandelt sich der mehr peripher gelegene Centralkörper in ein Scheibchen, später in einen Ring, wobei er um das Doppelte seiner früheren Grösse anwächst, das mehr central gelegene zu einem kurzen, dicken, leicht gekrümmten Stäbchen. Dieses Stäbchen lagert sich nun dem Kern an seinem hinteren Pol unter Abplattung an und treibt eine kugelförmige Vorwölbung ins Innere des Kerns hinein, die sich dann zu einem cylindrischen Körper umformt, der zunächst noch relativ kurz ist, aber bald länger wird. Daraus geht in der Folge die vordere Partie des Mittelstückes des reifen Samenfadens hervor. Die hintere Partie desselben wird durch sehr complicirte Umwandlungen aus dem „ringförmigen Körper", d. h. dem peripherischen Centrosom gebildet.

Die Thatsache, dass das Centrosom der Ausgangspunkt bei der Bildung des mit so lebhafter Beweglichkeit ausgestatteten Achsenfadens ist, hat nach allem, was wir über das Centrosoma wissen, nichts Ueberraschendes an sich. Sie bildet nur einen weiteren, sehr überzeugenden Beitrag zur Anschauung, dass das Centrosoma der Bewegungsmittelpunkt, das kinetische Centralorgan der Zelle ist.

An den Nachweis der Herkunft des Achsenfadens aus den Centrosomen knüpft sich gleich die Frage: haben die Centro-

1) Ich möchte hier nochmals hervorheben, dass meine eigenen Untersuchungen durch die Mittheilung von Meves durchaus nicht beeinflusst waren; ich habe die vorläufige Mittheilung dieses Forschers erst erhalten, nachdem ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte.

somen für den Samenfaden bloss eine genetische Bedeutung, oder erhalten sie sich auch im reifen Spermatozoon?

Die Eisenhämatoxylinmethode gestattet, diese Frage auf die leichteste und sicherste Weise zu beantworten. Die Antwort lautet: die Centrosomen sind auch im ausgereiften Spermatozoon vorhanden, und zwar in Form der Jensen'schen Endknöpfchen, bei der Ratte in nur sehr wenig veränderter Gestalt.

Untersucht man die Gegend des „Verbindungsstückes" des ausgereiften Samenfadens der Ratte an Eisenhämatoxylinpräparaten, so sieht man zunächst, dass der Achsenfaden sich an dem bekanntlich stark abgeschrägten Hinterrand des Samenfadenkopfes nicht median inserirt, sondern beträchtlich excentrisch, nach dem vorderen, stumpfen Winkel hin gerückt. An der Insertionsstelle treten nun sehr lebhaft als schwarze Körnchen die von früher her bekannten zwei Centrosomen hervor, das eine, grössere, vordere dicht am Kern, das Ende des Achsenfadens bezeichnend, das kleinere hintere unmittelbar daran, aber doch schon in den Verlauf des Achsenfadens eingeschaltet. Gegen früher lassen sich nur zwei Veränderungen nachweisen: erstens sind die Körnchen um eine Spur grösser geworden, zweitens ist das vordere Körnchen mit der Basalfläche des früheren Spermatidenkerns und jetzigen Samenfadenkopfes nicht mehr so ganz innig verbunden wie in den letzten Reifestadien, wo wir es ja geradezu in die Kernmembran aufgenommen sahen; jetzt hat das Körnchen seine Selbstständigkeit wieder erlangt und ist mit dem Kopfe nicht mehr direkt, sondern durch Vermittelung einer geringen Menge von Kittsubstanz verbunden.

Durch die Thatsache, dass die Centrosomen bei der Ausreifung der Spermatozoen nur so geringe Veränderungen erfahren, unterscheidet sich das Spermatozoon der Ratte sehr ausgesprochen von dem vieler anderer Wirbelthiere, bei denen die beiden Körnchen oft sehr weitgehenden Metamorphosen unterliegen. Namentlich ist dies bei den Amphibien der Fall, wie wir dies durch die Untersuchungen von Hermann, Meves u. A. wissen. Aber nicht nur bei Amphibien, auch bei manchen Säugethieren bleiben die Centrosomen nicht unverändert; so sehe ich z. B. bei der Katze, dass sich das hintere Körnchen sehr bald zu einer ziemlich breiten Scheibe umformt.

Die beiden Centralkörperchen im reifen Samenfaden der

Ratte sind schon vor einer Reihe von Jahren (1887) von Jensen entdeckt worden, eine hochbedeutsame Entdeckung, umso bedeutender als es sich dabei überhaupt um den ersten Nachweis jener beiden Körnchen im Spermatozoon eines Wirbelthieres handelte. Nicht nur in der Thatsache der Entdeckung selbst, sondern besonders auch in der Art und Weise, wie Jensen die einzelnen Details der von ihm als Endknöpfchen benannten Gebilde schildert, äussert sich eine seltene Schärfe der Beobachtung, für die uns ein richtiges Urtheil und Verständniss erst jetzt, nachdem wir nun in diese Dinge durch die Erkenntniss ihres Werdeganges klareren Einblick gewonnen haben, aufgegangen ist. Jensen's Schilderung (S. 386) lautet folgendermaassen: „Nach vorn endet der Achsenfaden mit einem Knöpfchen, das viel stärker lichtbrechend ist als der übrige Achsenfaden." „Das Knöpfchen bildet bei den Samenkörpern der Ratte und mehrerer anderer Säugethiere für sich allein das vorderste Ende des ganzen Schwanzes." Durch Goldchlorid wird es ebensowenig gefärbt wie der Achsenfaden selbst. Auf S. 390 folgt der wichtige Zusatz: „Durch genauere Untersuchungen entdeckte ich, dass das Knöpfchen bei den Samenkörpern der Ratte eigentlich aus zwei Partieen, und zwar aus einer grösseren vorderen und einer kleineren hinteren besteht, die durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind; beide sind sehr stark glänzend und offenbar von sehr fester Beschaffenheit." Bezüglich der Verbindung des aus dem Körnchenpaar bestehenden Endknöpfchens mit dem Samenfadenkopf sagt Jensen, dass sie nicht unmittelbar mit einander zusammenhängen, sondern dass sich zwischen beiden „in frischem Zustande konstant ein sehr kleiner Zwischenraum findet, der von einer durchsichtigen verbindenden Substanz eingenommen wird."

Die wichtigen Beobachtungen Jensen's wurden bald von Ballowitz (in mehreren Arbeiten, hauptsächlich aber in 1891, S. 260 ff.) bestätigt; diesem Forscher kommt auch das nicht unbeträchtliche Verdienst zu, das allgemeine Vorkommen des Endknöpfchens in den Spermatozoen der Wirbelthiere durch umfangreiche, gewissenhafte Untersuchungen festgestellt zu haben. Nicht ganz in Einklang zu bringen mit der dargelegten Entwicklungsweise des Endknöpfchens ist nur die Angabe von Ballowitz, dass die beiden Körnchen, aus denen das Endknöpfchen be-

steht, also die beiden Centrosomen, bei manchen Säugethieren, wie beim Schwein, dem Maulwurf, dem Dachs u. s. w., nicht hintereinander, sondern nebeneinander am Hinterrand des Samenfadenkopfes liegen sollen, wobei jedes Körnchen sich mit einer Hälfte des aus zwei Fibrillenbündeln bestehenden Achsenfadens verbinden soll. Vielleicht wird sich an dieser Ansicht durch Wiederaufnahme des Themas mit Hülfe der neuen Methoden etwas ändern lassen.

Meine Untersuchungen bestätigen also vollauf die heute schon fast allgemein verbreitete Ansicht, dass das Centrosoma des reifen Samenfadens in dessen „Mittel- oder Verbindungsstück" liegt; ich konnte den direkten Nachweis führen, dass es speciell die beiden von Jensen entdeckten Endknöpfchen sind, die wir als die nur wenig veränderten Centrosomen ansprechen dürfen. Es treten dadurch meine Erfahrungen in Gegensatz zu den Angaben Niessing's, der bekanntlich das Centrosoma in das Spitzenknöpfchen an dem vorderen Ende des Samenfadenkopfes verlegt.

Die „Endknöpfchen" sind meiner Ueberzeugung nach nicht nur für die Entstehung des Achsenfadens als dessen Mutterboden wichtig, sondern auch später für dessen Bewegungen, indem von ihnen die Reize ausgehen, die in der Geissel die Bewegungserscheinungen hervorrufen.

Ein wichtiger Theil des Ausreifungsvorganges der Samenfäden ist bisher ausser Betracht geblieben: das sind die Vorgänge am Schwanze des Spermatozoons, die Bildungsgeschichte der Hüllen des Achsenfadens. Da eine erschöpfende Verfolgung dieser Verhältnisse ausserhalb der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, lag, so sind meine Erfahrungen über diesen Punkt etwas fragmentarisch geblieben. Sie betreffen nur die ersten Stadien der hier in Betracht kommenden Vorgänge.

Der Achsenfaden stellt sich in den zu Spermatozoen heranreifenden Spermatiden als eine ausserordentlich feine Bildung dar. Nicht nur kurz nach seinem ersten Auftauchen, sondern auch noch später, wenn er schon weit aus der Zelle hervorragt, sehen wir ihn noch als ein äusserst unscheinbares, nur mit stärkeren Vergrösserungen sichtbares Fädchen, ja es hat manchmal den An-

schein, als würde er anfangs Hand in Hand mit seinem Längenwachsthum noch unscheinbarer. Die Verdickung der Geissel, die während des Aufenthaltes des jungen Spermatozoons in der Fusszelle allmählich erfolgt, ist in erster Reihe ein Resultat der Anlagerung der cytoplasmatischen Hülle des Achsenfadens.

Bei der Entstehung dieser Hülle, vor allem im Bereich des Verbindungsstückes, spielt eine neue, bisher in unseren Darlegungen nicht erwähnte Bildung eine grosse Rolle, die sog. „Schwanzblase". Sie ist ein altbekanntes Gebilde, indem sie schon im Jahre 1856 von Kölliker als „hyaline Röhre" beschrieben wurde. Ueber die verschiedene Ausbildung dieser Röhre, über ihre Entstehung und ihre späteren Schicksale findet man in der Literatur merkwürdig wenig Angaben.

Bei der Ratte ist die Schwanzblase verhältnissmässig sehr schwach entwickelt; will man sie in kräftiger Ausbildung sehen, so muss man sich schon an den Hoden anderer Thiere halten, z. B. an den Katerhoden, in dessen unreifen Spermatozoen die Schwanzblase eine höchst auffallende Bildung darstellt. Auch bei dem Menschen tritt sie stärker hervor als bei der Ratte. Da bei der Katze, wo sie so stark entwickelt ist, ein chromatoider Nebenkörper fehlt, so scheint es mir nicht unmöglich, dass zwischen der Mächtigkeit der Schwanzblase und der des chromatoiden Nebenkörpers — die ja, wie wir sehen werden, beide in die Bildung der Umhüllung des Mittelstückes aufgehen — ein compensatorisches Verhältniss besteht.

Verfolgen wir die Entwickelung der Röhre etwas genauer bei der Ratte. Wir müssen hierbei weit zurückgreifen: bis auf das Stadium, wo die beiden Centrosomen noch in der Wanderung begriffen sind. Auf S. 302, wo die Wanderung beschrieben wurde, erwähnte ich bereits, dass die im Cytoplasma gelegenen Centralkörperchen von einem hellen Hof umgeben sind. Dieser Hof begleitet sie nun bis zu dem Kern (s. Fig. 18—24); sind die Centrosomen mit diesem in Verbindung getreten, so tritt der helle Hof um sie herum noch lebhafter hervor (s. Fig. 25). Ganz in der Nähe der beiden nunmehr als Endknöpfchen zu bezeichnenden Centralkörperchen, ja sogar noch innerhalb jenes hellen Hofes, bemerkt man den chromatoiden Nebenkörper; man trifft ihn um diese Zeit stets an dieser Stelle an. Dabei bleibt es so lange, bis der Kern länglich geworden und ganz in den vorderen

Zellpol gerückt ist. Jetzt (Fig. 26) stellt sich eine neue Erscheinung ein. Zu beiden Seiten der Endknöpfchen und des Halstheiles des Achsenfadens tritt, die Grenze des hellen Hofes bezeichnend, zuerst kaum wahrnehmbar, dann stärker hervortretend, je eine dunkle Linie auf. Die Linien entspringen an den beiden Winkeln der schrägen Grundfläche des Spermatozoenkopfes und begleiten leicht convergirend das erste Stück, den „Hals" des Achsenfadens, um aber schon nach sehr kurzem Verlauf frei und etwas verschwommen auszulaufen. Natürlich sind die beiden Linien nichts anderes als Seitenkonturen einer ganz durchsichtigen manschettenartigen Bildung, eines kurzen Schlauches, der am Spermatozoenkopf in der Nähe seines Hinterrandes befestigt ist und unten offen steht. Das Innere des Schlauches ist von einer helleren homogenen Plasmasubstanz — der Substanz des früheren „hellen Hofes" — ausgefüllt; ausserdem enthält der Schlauch den chromatoiden Nebenkörper und natürlich auch den Achsenfaden mitsammt den Endknöpfchen.

Der Ansatz des Röhrchens erfolgt nicht streng am Rande der Grundfläche des Kopfes, sondern etwas weiter vorn, so dass der hintere Kernpol wie in das Röhrchen hineingesteckt ist. Dabei kann man in günstigen Fällen constatiren, dass die Röhre von dem Kopfe von Anfang an unabhängig, gegen ihn vollkommen abgegrenzt ist. Betrachtet man sehr genau (Fig. 26) den hintersten Theil des Kopfes, so bemerkt man oft unweit vom hinteren Pol, quer über den Kopf wegziehend, eine feine aber doch scharf gezeichnete Linie, die nichts anderes ist als der vordere freie Rand der hyalinen „Manschette".

Diese Bildung ist nun das, was man, nicht ganz richtig, „Schwanzblase" nennt, nicht ganz richtig, weil sie, wenigstens bei der Ratte, niemals eine geschlossene Blase, sondern immer nur eine offene Röhre, einen Trichter bildet. Wie ist sie entstanden? Die meisten Anhänger hat in dieser Beziehung die Ansicht gefunden, dass die Schwanzblase aus einer Vorbuchtung und Ablösung der Kernmembran zu Stande kommt. Zu dieser Ansicht bekennen sich Biondi, Benda, Hermann, Niessing u. A. Einen strikten Beweis dafür hat aber noch Niemand beigebracht. Ich halte diese Ansicht wenigstens für die Ratte für vollkommen haltlos. Eine derartige Entstehungsweise der Schwanzblase scheint mir hier direkt ausgeschlossen zu sein erstens durch den Um-

stand, dass sich die Röhre sozusagen von Anfang an durch einen scharfen Rand nach vorn, gegen den Kern hin abgrenzt, zweitens dadurch, dass man am hinteren Pol des Kerns niemals derartige Veränderungen wahrnehmen kann, die auf eine Ablösung der Kernmembran oder dgl. hinweisen würden. Nach der ganzen Sachlage kann es meiner Ansicht nach nicht zweifelhaft sein, dass hier einfach eine spontane Differenzirung aus dem Cytoplasma heraus vorliegt, wodurch eine geringe Plasmamenge, die dem Spermatozoon auf seinen Weg mitgegeben werden soll, vom übrigen Cytoplasma abgegrenzt wird. Ebenso wie man schon an anderweitigen Zellen eine membranartige Differenzirung der Grenzlinie zwischen Sphäre und übrigem Cytoplasma, die Entstehung einer „Sphärenmembran" beobachtet hat, sehen wir auch hier die die Centrosomen umgebende helle, wie es scheint von dem übrigen Cytoplasma der Spermatide substantiell etwas verschiedene Plasmalage sich gegen den übrigen Zellkörper in unvollkommener Weise durch eine Membran abgrenzen. Vielleicht aber kommen in der Bildungsweise der Schwanzblase je nach den verschiedenen Thierformen mehrere Varianten vor. So geht nach den Erfahrungen von Meves bei Salamandra die Entstehung der hyalinen Hülle nach einer ganz besonderen Art vor sich. Bei der Einwärtswanderung der Centrosomen von der Oberfläche der Zelle zur Kernwand wird hier das Cytoplasma in Form eines Trichters eingestülpt, und, indem sich die Wände dieses Trichters nähern, kommt die Röhre zu Stande. Bei der Ratte kann von einer solchen Entstehungsweise keine Rede sein, doch lassen sich die Beobachtungen von Meves insofern als Beweis für die Richtigkeit der im obigen dargelegten Ansicht über die Entwickelung der Röhre heranziehen, als sie zeigen, dass die Schwanzblase auch bei Salamandra nicht aus der Kernmembran, sondern aus dem Zellprotoplasma hervorgeht.

Wenn wir ein etwas späteres Stadium ins Auge fassen, ein Stadium, wo der Spermatidenkern bereits stark in die Länge gezogen, an seinem vorderen Ende sogar schon etwas umgekrümmt ist (Fig. 27 u. 28), so finden wir an der Schwanzblase ein folgendes Verhalten. Von den beiden Grenzlinien erscheint jetzt die eine bedeutend schärfer ausgeprägt als die andere. Die schärfer hervortretende Linie ist diejenige, die sich an dem nach hinten ausgezogenen Winkel der Grundfläche des Spermatozoenkopfes

inserirt. Offenbar hat die Wandung des Röhrchens auf der einen Seite eine beträchtliche Verdickung erfahren. Ein zweiter Unterschied gegen früher besteht darin, dass die Convergenz der beiden Linien jetzt beträchtlich zugenommen hat, so dass sie sich nun an ihren Enden beinahe berühren, aber nur beinahe; zu einer wirklichen Verbindung der Linien und damit zu einem Verschluss des Schwanzbläschens kommt es bei der Ratte niemals, stets bleibt unten eine kleine Oeffnung erhalten. Niessing's Angabe (1896, S. 137), dass man die Schwanzblase bei der Ratte in der ersten Zeit ihres Auftretens ebenso oft geschlossen wie offen finde, vermag ich nicht zu bestätigen. Aus dem länglichen Trichter oder der „Manschette" von früher ist jetzt ein niedriger Kegel geworden, wozu zu bemerken ist, dass die Kegelform nicht durch gleichmässiges Zusammenneigen beider Grenzlinien entsteht, sondern durch stärkeres Hinneigen der von dem hinteren Winkel der Kopfbasis entspringenden Linie zu der vom vorderen Winkel entspringenden, welch' letztere eher geradlinig in der Längsrichtung der Spermatide nach hinten zieht.

Als Inhalt des „Schwanzkegels" finden wir in erster Linie wieder, wie früher, die homogene protoplasmatische Substanz, mit dem Unterschied aber, dass sie jetzt (Fig. 28 und 29) nicht mehr heller erscheint als das umgebende Cytoplasma, sondern im Gegentheil mit der Eisenhämatoxylinfärbung einen dunkleren Farbenton annimmt. Als zweiter Inhaltsbestandtheil erscheint der chromatoide Nebenkörper, aber nicht mehr in unveränderter Form: er wird nun allmählich kleiner, indem sich seine Substanz in dem im Inneren des Schwanzkegels gelegenen Protoplasma wahrscheinlich allmählich auflöst. Vielleicht hängt mit dieser Beimischung die dunklere Färbungsnuance, die dieses Protoplasma jetzt angenommen hat, zusammen, der chromatoide Nebenkörper ist ja, wie wir sahen, wahrscheinlich ein Product des Zellkerns, der sich ja im Ganzen durch stärkere Färbbarkeit gegen das Cytoplasma auszeichnet. Man sieht den chromatoiden Nebenkörper oft auch in 2—3 kleinere Körnchen zerfallen. Sehr häufig ist ferner der chromatoide Nebenkörper von einem kleinen hellen Hof umgeben. Hier will ich noch einschalten, dass um diese Zeit die Grundfläche des Kopfes durch besonders dichte Substanz gebildet zu sein scheint: sie tritt an Eisenhämatoxylinpräparaten in Form einer kräftigen schwarzen Linie hervor (Fig. 28).

In dem geschilderten kegelförmigen Zustande erhält sich nun die Schwanzblase eine geraume Zeit hindurch. Erst in einer späteren Phase des Ausreifungsvorganges, zu einer Zeit, wo der Kopf bereits seine definitive Form vollkommen erlangt hat, bemerken wir, dass sich der kurze Kegel der Schwanzblase allmählich in die Länge streckt. Sie wird nun wieder, wie anfangs, dütenförmig, bald aber, durch weitere Verlängerung, cylindrisch, und in dieser Form wuchert sie dann, als schmaler Mantel den Achsenfaden umgebend, an diesem entlang. Sie liefert jedenfalls die protoplasmatische Umhüllung des Mittelstückes des Achsenfadens; ob und in welcher Weise sie auch die Achsenfadenhülle des Hauptstückes bildet, vermag ich nicht zu sagen. Ebensowenig besitze ich Erfahrungen über die Entstehungsweise des sog. „Spiralfadens" am Mittelstück.

Ich komme damit zum Schlusse. Mussten bei meinen Untersuchungen auch viele Einzelheiten des Ausreifungsvorganges der Spermatozoen unberücksichtigt bleiben, so kann ich doch insofern mit Befriedigung die Feder bei Seite legen, als durch meine Befunde gerade diejenige Frage ihre Beantwortung gefunden hat, die mir am meisten am Herzen lag: die Frage, in welcher Weise im Spermatozoon die Abkömmlinge der einzelnen Bestandtheile der Spermatide lokalisirt sind. Das grösste Gewicht möchte ich in dieser Beziehung auf zwei Sätze legen, womit ich meine Ausführungen beenden will: erstens, dass das Spermatozoon als eine ganze Zelle aufzufassen ist, als ein Gebilde, worin alle drei für die Zelle charakteristischen Bestandtheile: Cytoplasma, Centrosoma und Kern vereinigt sind, und zweitens, dass der zweite von diesen Bestandtheilen, das Centrosoma, im Mittelstück des Samenfadens liegt, in Form der Jensen'schen Endknöpfchen.

Nachwort. Nach Abschluss des Manuskriptes, im Begriffe, es abzusenden, erhalte ich durch die Freundlichkeit der Verfasser die Mittheilung von Fr. Meves: Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa, Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 50, S. 110, und den Vortrag von C. Benda: Neuere Mittheilungen über die Histiogenese der Säugethierspermatozoen. Verhandl. der physiologischen Gesellschaft zu Berlin, Jahrg. 1896—97, Nr. 6—13. Die Arbeit von Meves stellt die ausführlichere Publikation der bereits in einer vorläufigen Mittheilung (s. das Literaturverzeichniss) veröffentlichten Befunde,

auf die in der vorstehenden Arbeit bereits Rücksicht genommen wurde, dar. S. 116 erwähnt Verf. in einer Fussnote, dass nach seinen Beobachtungen die Centrosomen in den Spermatiden der Ratte eine ebensolche oberflächliche Lage zeigen, wie in denen von Salamandra. Diese Notiz veranlasst mich, nochmals hervorzuheben, dass ich alle die in der vorstehenden Arbeit mitgetheilten Befunde und darunter auch die fragliche Thatsache schon vor mehr als vier Monaten in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlicht habe, die ich natürlich nicht unterlassen habe, auch Meves zuzusenden. Benda's Angaben decken sich, soweit sie sich auf die Bildungsweise der Gebilde am vorderen Pol des Spermatidenkerns beziehen, mit den früheren einschlägigen Mittheilungen dieses Forschers, sowie auch mit meinen eigenen Erfahrungen; die Darstellung dagegen, die Benda von der Entstehung der Geissel giebt (sie soll aus dem Kern hervorwachsen), halte ich für unzutreffend. — Folgende, während der Drucklegung meiner Arbeit erschienene Abhandlungen konnten nicht mehr berücksichtigt werden: F. Hermann, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. a) Die Ausreifung der Selachierspermatosomen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 50, 1897, S. 276. K. v. Bardeleben, Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abth. Suppl.-Bd. 1897, S. 13. — Derselbe, Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugethieren. Anat. Anz. Bd. XIII, 1897, S. 564.

Literatur-Verzeichniss.

Ballowitz, E., Die Bedeutung der Valentin'schen Querbänder am Spermatozoenkopfe der Säugethiere. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1891, S. 193.

Derselbe, Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugethierspermatozoen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 52, 1891, S. 217.

Benda, C., Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30, 1887, S. 49.

Derselbe, Neue Mittheilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen und über die Metamorphose der Samenzellen. Verhandlungen d.

physiol. Gesellsch. zu Berlin. Jahrg. 1891—1892, Nr. 4 u. 5. (Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth., Jahrg. 1891.)

Derselbe, Ueber die Histiogenese des Sauropsidenspermatozoons. Verhandlungen d. anatomischen Gesellschaft. VI. Versamml. Wien 1892, S. 195.

Beneden, E. van, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. Tome IV, 1883, p. 256.

Boveri, Th., Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigel-Eies, nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes. Verh. d. Physik.-mediz. Gesellschaft zu Würzburg. Bd. LXIX, 1895, S. 1.

Brown, Herbert H., On Spermatogenesis in the Rat. Quarterly Journal of Microscopic Science. Vol. XXV, 1885, p. 343.

Brunn, A. v., Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Samenkörper. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12, 1876, S. 528.

Bühler, A., Spermatogenese bei Bufo vulgaris. Verh. d. Anat. Ges. IX. Vers. Basel, 1895, S. 62.

Ebner, V. v., Zur Spermatogenese bei den Säugethieren. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 31, 1888, S. 236.

Eimer, Th., Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verh. d. physik.-mediz. Ges. zu Würzb. N. F., Bd. 6, 1874, S. 93.

Erlanger, R. v., Spermatogenetische Fragen. (Vier Aufsätze). Zoologisches Centralblatt, Jahrgang III, 1896, S. 81 und Jahrg. IV, 1897, S. 1 und 153.

Fick, R., Bemerkungen zu M. Heidenhain's Spannungsgesetz. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth., 1897, S. 97.

Flemming, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 29, 1887, S. 389.

Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, 2. Theil. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 37, 1891, p. 685.

Fürst, Carl M., Bidrag till kännedom om sädes kropparnas struktur och utveckling. Nordisk Mediciniskt Arkiv. Bd. XIX, 1887. (Citirt nach Ballowitz.)

Heidenhain, M., Noch einmal über die Darstellung der Centralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XIII, 1896, p. 186.

Derselbe, Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43, 1894. S. 423.

Helman, Ueber die Entwickelung des Spermatozoon der Wirbelthiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1879.

Hermann, F., Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 34, 1889, S. 58.

Derselbe, Urogenitalsystem. Referat in den „Ergebnissen d. Anat.

und Entwicklungsgesch.", herausgeg. von Merkel und Bonnet. II. Bd. 1893, S. 201.

Jensen, O. S., Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30, 1887, S. 379.

Kölliker, A., Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. 7, 1856, S. 201.

Kostanecki, K. v., Ueber Centralkörperchen bei karyokinetischer Zelltheilung. Anatom. Hefte, Bd. I, 1892, p. 205.

Derselbe, Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 49, 1897, S. 651.

Lenhossék, M. v., Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 46, 1895, S. 345.

Merkel, Fr., Erstes Entwicklungsstadium der Spermatozoiden. Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock, 1874.

Meves, Fr., Ueber die Zellen des Sesambeines in der Achillessehne des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 45, 1895, S. 133.

Derselbe, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 48, 1896, S. 1.

Derselbe, Ueber Struktur und Histiogenese der Samenfäden. Mittheilungen f. d. Verein Schleswig-Holstein. Aerzte. Jahrgang V. Nr. 5, 1897.

Mihálkovics, G., A herecsövek szöveti szerkezete. Festschrift für Prof. Kovács. Budapest, 1895.

Moore, J. E. S., Mammalian Spermatogenesis. Anat. Anz., Bd. 8, 1893, S. 683.

Derselbe, On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. 38, 1896, p. 275.

Niessing, C., Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugethieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48, 1896, S. 111.

Rath, O. vom., Zur Conservirungstechnik. Anatom. Anzeig. Bd. 11, 1896, S. 280.

Rawitz, B., Centrosoma und Attractionssphäre in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 44, 1895, S. 555.

Renson, G., De la spermatogénèse chez les mammifères. Archives de Biologie. Tome III, 1882, p. 291.

Retzius, G., Zur Kenntniss der Spermatozoen. Biologische Untersuchungen. 1881. S 77.

Plato, J., Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 48, 1896, S. 280.

Stricht, O. Van der, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchi. Verh. d. Anat. Ges. VIII. Vers. Strassburg, 1894, S. 223.

Svaen, A., et Masquelin, H., Étude sur la spermatogénèse. Archives de Biologie. Tome IV, 1883, p. 749.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII, XIII u. XIV.

Fig. 1—5 sind bei Zeiss Oc. 3, Obj. D, die übrigen bei Anwendung des Zeiss'schen Apochromaten 2,0 mm, Apert. 1,30 gezeichnet. Mit Ausnahme der Fig. 8 und der Figuren 30—42 dienten allen Zeichnungen Präparate aus dem Rattenhoden als Vorlage.

Fig. 1—5. Die fünf „Leitbilder" der Spermatogenese. Gemeinsame Bezeichnungen für alle fünf Figuren:

Sp. gon. = Spermatogonien.
Uebg.-Sp. gon. = Uebergangsspermatogonien.
Kl. Sp. cyt. = kleine Spermatocyten.
mittelgr. Sp. cyt. = mittelgrosse Spermatocyten.
gr. Sp. cyt. = grosse Spermatocyten.
I. Sp. cytentheilung. = I. Spermatocytentheilung.
Sp. tid. = Spermatiden.
Sp. zoen. = Spermatozoen.
Detritussch. = Detritusschichte.
Fussz. = Fusszellen.

Fig. 1. Das „typische Bild", mit voll ausgebildeten Samenständern und noch runden Spermatiden.

Fig. 2. Stadium mit runden Spermatiden, aber ohne „Samenständer". Die Spermatozoen liegen einwärts von den Spermatiden, von diesen durch eine „Detritusschicht" getrennt.

Fig. 3. Beginn der Metamorphose der Spermatiden zu Spermatozoen, Anlage des aufsteigenden Fortsatzes der Fusszellen.

Fig. 4. Das durch den Mangel von Spermatiden und durch die „Riesenspermatocyten" gekennzeichnete Stadium.

Fig. 5. Spermatocyten in Mitose (erste oder grosse Spermatocytentheilung). Links im Bilde noch ungetheilte grosse Spermatocyten, rechts „Ebner'sche Zellen" (Produkte der ersten Spermatocytentheilung).

Fig. 6. Spermatogonie mit kleiner Sphäre, die zwei Centrosomen einschliesst.

Fig. 7. Mittelgrosser Spermatocyt. Im Kern seitlich ein länglicher „Intranuclearkörper", im Cytoplasma die Sphäre mit Centrosomen darin und drei chromatoide Nebenkörper.

Fig. 8. Spermatocyt aus dem Hoden des Katers.

Fig. 9. Grosser Spermatocyt mit ringförmigen „doppelwerthigen" Chromosomen im Kern. Im Cytoplasma grosse Sphäre mit Centrosomen und zwei chromatoide Nebenkörper in typischer Lagerung. Im Kern zwei kugelige Kernkörperchen.

Fig. 10. Grosser Spermatocyt unmittelbar vor der Theilung. Die Chromosomen zu ganz kleinen Ringen zusammengeschrumpft. Im Cytoplasma Sphäre und chromatoide Nebenkörper.

Fig. 11. Erste Spermatocytentheilung. Umordnungsstadium. Seitlich neben einem der Pole der geschrumpfte Sphärenrest (Sphäre). Polstrahlung schön ausgebildet.

Fig. 12. „Aequatorialplattenstadium" der ersten Spermatocytentheilung. Sphärenrest, Polstrahlung.

Fig. 13. Tochterkerne in der Reconstruction begriffen. Erste Anlage des Kernsaftes und der Kernmembran. Bandförmige Spindel. Zelltheilung bereits vollzogen. Zwischen den Spindelfäden einige „Centralspindelkörperchen".

Fig. 14. Ein etwas späteres Stadium. Spindelrest brückenförmig zwischen den etwas auseinandergewichenen Tochterzellen ausgespannt, in der Mitte mit einem knopfförmigen Zwischenkörperchen. Seitlich verschobene Insertion des Spindelrestes an der neugebildeten Kernmembran.

Fig. 15. Zweite (kleine) Spermatocytentheilung. Spindelpole dicht an der Zelloberfläche. Im Cytoplasma ein chromatoider Nebenkörper sichtbar.

Fig. 16—24. Spermatiden mit noch rundem Kern. Chromatoider Nebenkörper in allen als schwarze Kugel sichtbar. Erste Stadien der Bildung der Kopfkappe und des Spitzenknöpfchens aus der Sphäre. Erste Anlage des Achsenfadens, als Auswuchs der Centrosomen. In den Figuren 16, 17 u. 20 liegen die Centrosomen noch auf der Oberfläche der Zelle, in Fig. 18 und 19 sind sie in der Wanderung begriffen, in Fig. 21—24 haben sie den Kern schon fast oder ganz erreicht.

Fig. 25—29. Umwandlungsstadien des Spermatidenkerns zum Spermatozoenkopfe. Fig. 25, Verlängerung des Kerns; 26, erste Anlage der Schwanzblase, unsymmetrische Form der Kopfkappe; Fig. 27, der Kern streckt sich weiter in die Länge, die Schwanzblase tritt lebhafter hervor; Fig. 28, Umkrümmung des vorderen Kernpols, kegelförmige Schwanzblase; Fig. 29, fast reifer Spermatozoenkopf; die Kopfkappe hebt sich noch stark ab, Schwanzblase noch kegelförmig, darin Reste des zerfallenen chromatoiden Nebenkörpers.

Fig. 30—39. Bildung der Appendiculargebilde am vorderen Kernpol beim Meerschweinchen; Fig. 30, Sphäre ohne Akrosoma; Fig. 31, Auftreten des letzteren; Fig. 32—35, das Akrosoma wächst allmählig zu einer grossen Kugel heran, in Fig. 36—37 erscheint sie halbmondförmig, in Fig. 38 dreieckig, in Fig. 39 mitraförmig. In letzterer Figur ist auch die bei dem Meerschweinchen wohl ausgebildete Schwanzblase dargestellt.

Fig. 40. Kopf des reifen Samenfadens vom Meerschweinchen.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität.)

Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

Hierzu Tafel XV, 2 Tabellen u. 36 in den Text gedruckte Figuren.

Beim Entwicklungsprocess eines Organismus spielt, wie man im Allgemeinen weiss, die Temperatur eine wichtige Rolle, indem Wärme bis zu einem gewissen Grade alle Lebensvorgänge beschleunigt, niedere Temperaturen sie dagegen verlangsamen und von einem bestimmten Punkte an zum Stillstand bringen. Indessen fehlen genauere und planmässig durchgeführte Untersuchungen über diesen nicht unwichtigen Gegenstand bis jetzt auf thierischem Gebiete so gut wie vollständig. In der Literatur über Entwicklungsphysiologie finden sich nur wenige Mittheilungen darüber, und auch diese berühren nur Einzelheiten, nie das Ganze der Frage. Auf einige derselben, soweit sie mir bekannt geworden sind, sei hier kurz hingewiesen. Sie betreffen die Entwicklung der Eier des Hühnchens, der Echinodermen und des Frosches.

Bei den Eiern des Hühnchens, welche so häufig auf künstlichem Wege in Brutmaschinen zur Entwicklung gebracht werden, lag es nahe, nach den Grenzen der Temperatur zu fragen, innerhalb deren sich die Eier zu entwickeln vermögen.

Die genauesten Angaben hierüber hat uns Dareste (2) in seinem bekannten Werke über die künstliche Erzeugung von Missbildungen gemacht. Auf eine normale Entwicklung beim Hühnchen kann man nur rechnen bei einer Bruttemperatur, welche nicht unter 35° C. fällt und nicht über 39° C. steigt. Bei Temperaturen, die unter 35° fallen oder über 39° steigen, treten häufig Missbildungen auf. Bei einer Temperatur, die etwas höher als 43° ist, stirbt das Ei rasch ab (Wärmetod); unter

28° findet eine Weiterentwicklung nicht mehr statt; das Ei befindet sich in „Kälteruhe".

Kaestner (9), welcher an die Arbeiten von Dareste anknüpft, hat 1895 eine grössere Reihe von Versuchen „über die künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlaufe der Bebrütung" vorgenommen und nachgewiesen, dass am ersten Tag der Bebrütung die Eier durch Abkühlung 6 Tage lang in Kälteruhe versetzt werden können, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit bei darauf folgender Erhöhung der Temperatur einzubüssen, dass auf späteren Stadien der Entwicklung aber nur eine kürzer dauernde Kälteruhe von 3, dann 2 Tagen und endlich nur von 24 Stunden vertragen wird. Je länger die Kälteruhe dauert und je stärker die Abkühlung ist, um so häufiger entstehen Missbildungen, wenn durch Erhöhung der Temperatur eine Weiterentwicklung wieder eingeleitet wird.

Kollmann (10) erkannte in sehr hohen Bruttemperaturen ein Mittel, um beim Hühnerkeim die Missbildung der Spina bifida künstlich hervorzurufen.

Bei Echinodermen haben mein Bruder und ich (3) den Einfluss hoher und niedriger Temperaturen auf den Befruchtungs- und Theilungsprocess des Eies untersucht. Bei Erwärmung bis zu 31°, wenn sie nur 5 Minuten dauerte, bevor der Samen zugesetzt wird, ist der Befruchtungsvorgang normal, dagegen tritt Ueberfruchtung ein, wenn die Erwärmung vor dem Samenzusatz schon 20, 30 oder 60 Minuten gedauert hat. Bei Eiern, die 5 Minuten lang auf 32° bis 36° erwärmt worden sind, erfolgt Ueberfruchtung in steigender Progression unter Bildung und Abhebung einer Dotterhaut. Bei 37° ist die Ueberfruchtung eine sehr beträchtliche, wobei zugleich in Folge beginnender Wärmestarre des Protoplasma die Dotterhaut sich nur langsam zu bilden und nur wenig von der Eirinde abzuheben beginnt. Bei 39° bis 47° scheint die Befruchtung auszubleiben, da keine Befruchtungshügel entstehen und keine Eihaut mehr ausgeschieden wird.

Auch Abkühlung der Eier unter 0 Grad hat, wie zahlreiche Versuchsreihen gelehrt haben, ebenfalls Veränderungen des Befruchtungsprocesses zur Folge. Unbefruchtete Eier der Seeigel können, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit einzubüssen, eine mehrstündige Abkühlung auf —2 bis —3° vertragen, eine Temperatur, bei welcher sich Eiskrystalle im Meerwasser auszuscheiden

beginnen. Während der Abkühlung werden die Lebensfunctionen des Protoplasma allmählich herabgesetzt, bis ein Zustand völliger Kältestarre eingetreten ist. Um sich die Störungen der Protoplasmafunctionen zur Wahrnehmung zu bringen, kann man den Zusatz von Samen gleichsam als feinstes Reagens benutzen. Es fallen dann nämlich je nach der Dauer der Abkühlung die Erscheinungen, von welchen der Befruchtungsvorgang normaler Weise begleitet wird, verschieden aus, nämlich die Entwicklung der Dotterhaut, der Empfängnisshügel, die Zahl der eindringenden Samenfäden und die Strahlenbildung im Protoplasma.

Die Dotterhaut wird in der ersten Viertelstunde der Abkühlung in Folge des Zusatzes des Samens noch ausgeschieden und auch von der Oberfläche des Dotters gut abgehoben. Nach einer halben Stunde wird sie nur in unvollkommener Weise gebildet, sie legt sich in Falten, hebt sich nur wenig von der Oberfläche des Eies ab. Noch später unterbleibt ihre Ausscheidung ganz; auch das befruchtete Ei ist hüllenlos.

Die Empfängnisshügel verändern sich ebenso unter dem Einfluss der zunehmenden Kältestarre. In der ersten halben Stunde erheben sie sich in abnormer Weise an der Eintrittsstelle des Samenfadens als weit vorragende, breite Hügel, während sonst nur kleine, fein zugespitzte Protoplasmakegel entstehen. Anstatt wie diese nach ihrer Bildung rasch wieder eingezogen zu werden, ausgestreckten Pseudopodien gleich, bleiben sie unverändert noch längere Zeit an der Oberfläche des Eies hervorstehen, als befände sich das Protoplasma in einem lähmungsartigen Zustand. Mit Zunahme der Kältestarre werden die Empfängnisshügel erst breiter und niedriger; darauf werden sie überhaupt nicht mehr gebildet, da das Protoplasma das Reactionsvermögen gegen den Reiz des eindringenden Samenfadens verloren hat.

Von den verschiedenen Stadien der Kältestarre wird drittens die Anzahl der Samenfäden, welche sich in das Ei einzubohren vermögen, beeinflusst. Bei Beginn der Abkühlung erfolgt einfache Befruchtung, nach einer halben Stunde dringen schon in viele Eier 2—4 Samenfäden ein. Dann kommt ein Stadium (zweite Stunde der Abkühlung), auf dem in Folge völliger Kältestarre die Eier unbefruchtet bleiben, da die Samenfäden sich offenbar schwerer in den Dotter, der nicht mehr

reagirt, einzubohren vermögen. Auf einem Absterben beruht diese Erscheinung nicht; denn sowie die Eier auf dem Objectträger nur wenig erwärmt werden, tritt bei ihnen noch Mehrfachbefruchtung und sogar unter Abheben einer Dotterhaut ein.

Am raschesten von allen Reizerscheinungen wird die Strahlenbildung im Protoplasma beeinflusst. Denn sie erlischt schon auf den ersten Stadien der Abkühlung, stellt sich allerdings bei eintretender Erwärmung auch rasch wieder ein.

In ähnlicher Weise wurde der Einfluss starker Abkühlung auf den Process der Kern- und Zelltheilung untersucht (4). Wenn Echinodermen-Eier 15 bis 30 Minuten lang auf 1—4° unter 0 abgekühlt werden, so wird binnen wenigen Minuten der ganze achromatische Theil der Kernfigur rückgebildet und vernichtet, während der chromatische, aus den Kernsegmenten bestehende Theil keine oder nur geringfügige Veränderungen erfährt. Auf den Stadien, auf denen die Kernsegmente im Aequator angeordnet oder schon nach beiden Polen vertheilt sind, verschwinden die Protoplasmastrahlungen und ebenso die Spindelfasern spurlos; die Sphären in der Umgebung der Centrosomen werden nur noch durch hellere Stellen im Dotter bezeichnet. Die Kernsegmente allein bleiben nach Aussehen und Lage eine Zeit lang unverändert.

Während der Dauer der Kältewirkung verharrt die Kernfigur in diesem Zustand; die Starre beginnt aber in kürzester Zeit zu schwinden, wenn die Eier in einem Tropfen Wasser auf einen Objectträger gebracht und unter dem Einfluss der Zimmertemperatur allmählich erwärmt werden. Schon nach 5 bis 10 Minuten bilden sich die beiden Polstrahlungen an denselben Stellen erst schwach, dann in ursprünglicher Schärfe wieder aus. Zwischen den beiden Polen treten wieder die Spindelfasern hervor, worauf es bald zur regelrechten Theilung kommt.

In diesen Fällen hat die Kälte nur als Hemmung gewirkt. Der Theilungsprocess setzt einfach an dem Punkte wieder ein, an welchem er durch die Kälte zum Stillstand gebracht worden war.

Intensivere Störungen werden durch 2- bis 3stündige Abkühlung auf 2° bis 3° unter 0 hervorgerufen. Die ganze Kern-

figur wird von Grund aus umgeändert und muss sich, wenn die Kältestarre vorüber ist, wieder von Anfang an neu aufbauen, wozu eine längere Zeit der Erholung erforderlich ist. Entweder verschmelzen die Kernsegmente zu einem unregelmässigen, gezackten Körper untereinander, oder es bildet sich sogar aus ihnen wieder, wie bei dem Reconstructionsprocess nach der Theilung, ein kleiner, bläschenförmiger Kern. Dann beginnen von Neuem Veränderungen, welche zur Entstehung von Polstrahlungen und von häufig mehr oder minder abnorm gestalteten Kerntheilungsfiguren führen. Auch die Theilung des Eikörpers erfolgt nicht nur sehr verspätet, sondern ist oft pathologisch abgeändert.

1894 fasste ich den Plan, eingehendere Untersuchungen über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier vorzunehmen. In drei aufeinander folgenden Frühjahren wurden Versuche sowohl an Rana fusca als auch an Rana esculenta ausgeführt. Ueber einen Theil ihrer Ergebnisse habe ich schon zwei kurze Mittheilungen in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie (6 u. 7) 1894 und 1896 veröffentlicht. Die im Jahre 1894 erschienene Mittheilung ist betitelt: Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies, die andere aus dem Jahre 1896 führt den Titel: Ueber den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier.

Im Anschluss an meine erste Mittheilung erschien noch in demselben Jahre eine kurze Notiz von Oscar Schultze (14), in welcher berichtet wird, dass man die Entwicklung von Rana fusca auf dem Stadium der Gastrula durch Abkühlung auf 0° 14 Tage lang zu einem vollständigen Stillstand bringen kann, ohne dadurch die Eier dauernd zu schädigen. Denn wenn dieselben nach 14 Tagen aus dem Eiskeller, in welchem die Abkühlung stattfand, herausgenommen und allmählich bis zur Stubentemperatur erwärmt werden, so beginnen sie sich jetzt trotz der langen Unterbrechung ohne Störung weiter zu entwickeln.

Während auf thierischem Gebiete die Frage nach dem Einfluss verschiedener Temperaturen auf den Entwicklungsprocess noch wenig bearbeitet worden ist, haben ihr die Botaniker mehr Aufmerksamkeit schon seit längerer Zeit geschenkt. Ziemlich zahlreiche experimentelle Prüfungen sind angestellt worden, um

für keimende Samen verschiedener Pflanzen das Minimum, Optimum und Maximum, oder die physiologischen Cardinalpunkte der Temperatur zu bestimmen. Besonders hervorzuheben wegen ihrer allgemeineren Gesichtspunkte ist hier die schon 1860 erschienene, umfassende Arbeit von Sachs (12): Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. In ihr hat sich Sachs die Aufgabe gestellt, „die Geschwindigkeit einzelner Vegetationsprocesse" oder „die Wachsthumsgeschwindigkeit als Function der Temperatur zu behandeln".

Eine kurze zusammenfassende Darstellung der auf dem Gebiete der Botanik erhaltenen Befunde giebt Pfeffer (11) im II. Bande seiner Pflanzenphysiologie (p. 122).

Dass die Pflanzenphysiologen dem Gegenstand, mit welchem sich diese Abhandlung beschäftigt, nicht nur früher, sondern überhaupt mehr Aufmerksamkeit geschenkt haben, als die Thierphysiologen, hängt mehr mit zufälligen Umständen als etwa damit zusammen, dass keimende Pflanzensamen ein geeigneteres und leichter zu handhabendes Untersuchungsobject zur Lösung der sich darbietenden Aufgaben bilden als thierische Eier. Nach meiner Meinung ist eher das Gegentheil der Fall.

Um wirklich exacte Resultate zu erhalten bei der Feststellung der physiologischen Cardinalpunkte und der Geschwindigkeit der Entwicklung als einer Function der Temperatur, sind die Eizellen mancher Thiere viel günstigere Untersuchungsobjecte als die Samen der höheren Pflanzen. Denn man hat hier viel festere Ausgangs- und Grenzpunkte. Einmal kann man bei Eiern, die sich für Vornahme der künstlichen Befruchtung eignen, den Beginn des Entwicklungsprocesses und des Experimentes fast auf die Minute genau bestimmen; man kann die Schnelligkeit, mit welcher die Vermehrung der Zellen bei ungleichen Temperaturen vor sich geht, von Theilung zu Theilung verfolgen und mit der Uhr in der Hand den Eintritt der ersten, zweiten, dritten, vierten Theilung und so fort feststellen; man hat an einzelnen charakteristischen Entwicklungsstadien: Keimblase, Gastrula, Neurula, an der Entwicklung dieses und jenes Organes so gut bestimmbare Anhaltspunkte für

die Vergleichung, wie die pflanzlichen Objecte nicht darbieten. Ferner lassen sich die einzelnen Experimente bei der Schnelligkeit, mit welcher die thierische Entwicklung in den Anfangsstadien, die hier hauptsächlich interessiren, vor sich geht, in viel kürzerer Zeit als bei Pflanzen zum Abschluss bringen.

Einige Schwierigkeiten macht es, in tadelloser Weise während längerer Zeit sich nicht verändernde Versuchsbedingungen herzustellen. Das anzustrebende Ziel wäre, eine Reihe von kleinen Wasserbassins einzurichten, deren Temperaturen in steigender Progression nur je einen Grad von einander verschieden sind und von 0 beginnend bis zu 35° hinaufreichen. In jedem Bassin müsste ferner die Temperatur Tage lang constant bleiben. Die Schwierigkeiten, welche der Lösung dieser physikalisch-technischen Aufgabe entgegen stehen, zu bewältigen, ist mir leider nur theilweise geglückt. Im ersten Jahre machte ich die Versuche der Art, dass ich kleine Wassergefässe mit Eiern in verschieden erwärmte Thermostaten stellte. Diese Methode verliess ich aber bald, da sie zu umständlich ist, wenn es sich um eine grössere Reihe ungleicher Temperaturen handelt. Auch ist wenigstens für die höher temperirten Gefässe durchfliessendes Wasser behufs besserer Versorgung der Eier mit Sauerstoff erwünscht. Ich richtete mir daher einen Apparat ein, dem ich zuletzt nach mehrfachen Abänderungen folgende Form gab:

In einem im Souterrain gelegenen Zimmer, dessen Temperatur sich ziemlich constant erhalten liess, wurde an der Wand ein kleiner Blechkasten (A) mit Ueberlauf angebracht, in welchen aus der Wasserleitung sich ein Strom ergoss, der so regulirt war, dass der Kasten stets zum Ueberlaufen voll war. Aus ihm floss das Wasser in ein langes Rohr, welches in vielen Spiralwindungen durch einen grossen Kupferkessel (B) hindurchgeleitet wurde und am entgegengesetzten Ende austrat, um mit einem nach abwärts gebogenen Ausflussrohr zu enden. Mit letzterem wurde durch einen kurzen Gummischlauch eine kleine Glasröhre verbunden, deren freies Ende über der Flamme zu einer Capillare ausgezogen und mit einer feinen Oeffnung versehen war. Da das Freibassin (A) etwas höher angebracht war als der Kupferkessel (B) und sich das Glasrohr mit der engen Oeffnung an der tiefsten Stelle befindet, da ferner das Wasser in der Rohrleitung unter constantem Druck steht, so muss in der

gleichen Zeiteinheit ein gleiches Wasserquantum aus der Oeffnung im Glasrohr auslaufen. Das Abflusswasser wurde in einem Glasbassin (C) aufgefangen. Um ihm die für die Versuche erforderliche Maximaltemperatur von 35° resp. 28° zu geben, wurde das in das Blechbassin (A) einströmende Wasser zunächst durch einen kleingestellten Bunsenbrenner vorgewärmt und darauf in der im Kupferkessel eingeschlossenen Spiralröhre auf die gewünschte Temperatur gebracht. Zu dem Zwecke war der Kupferkessel mit Wasser gefüllt, welches durch einen Bunsenbrenner, der durch einen Thermoregulator regulirt wurde, auf constanter Temperatur erhalten wurde. Die genauesten Resultate lieferte ein electrischer Thermoregulator, wie er von der durch ihre Thermostaten rühmlichst bekannten Firma Lautenschläger hergestellt wird. Der Thermometer war am Ausflussrohr des Kupferkessels angebracht, so dass unmittelbar die Temperatur des in das Bassin (C) einströmenden Wassers unter Controlle stand. Da durch Erwärmung des Wassers Luftblasen in der Spirale entstehen, war am höchsten Punkt der letzteren ein verticales offenes Standrohr angebracht, durch welches die sich bildenden Luftblasen entweichen konnten.

Um Wasser von niedrigerer Temperatur als in dem Bassin (C) zu erhalten, wurde der Strom durch eine Reihe hintereinander aufgestellter Glas-Bassins hindurchgeleitet, die mit einander durch Heber verbunden waren. Da die Zimmertemperatur etwa 15° betrug, musste das Wasser auf dem langen Weg durch die verschiedenen Bassins durch Wärmeabgabe an die Umgebung allmählich kühler werden. Die Bassins waren theils nebeneinander in gleicher Höhe, theils in verschiedenen Etagen aufgestellt und waren je nachdem durch einfache Heber oder durch Doppelheber unter einander verbunden. Die Aufstellung in verschiedenen Etagen hatte den Zweck, dem Wasserstrom mehr Gefälle zu geben und dadurch dem durch die Heberröhren hervorgerufenen Reibungswiderstand im ganzen System entgegen zu wirken. Die aufeinanderfolgenden Bassins wiesen Temperaturdifferenzen von 1—2° im Durchschnitt auf.

Bei den ersten Versuchen entstanden zuweilen Hindernisse für den Wasserstrom dadurch, dass kleine im Wasser enthaltene Luftblasen sich an der höchsten Stelle der zur Verbindung dienenden Heber ansammelten und zu einer grossen Blase verbanden, die den ganzen Querschnitt des Rohres ausfüllte und den

Wasserstrom ganz absperren konnte, wenn sie nicht rechtzeitig durch diesen wieder mitgerissen wurde. Diesem Uebelstand liess sich dadurch abhelfen, dass dem Heber eine für seine Aufgabe geeignete Form gegeben wurde. Er wurde nämlich an der Umbiegungsstelle mit einem kurzen verticalen Rohr versehen, das am blinden Ende zu einer kleinen Kugel aufgeblasen war. In ihr als dem höchsten Punkt des Hebers mussten sich die Luftbläschen ansammeln. Aus der Kugel wurde, da zu ihrer Füllung etwa ein Tag nothwendig war, täglich einmal die Luft entfernt, indem der ganze Heber wieder vollkommen mit Wasser angefüllt wurde.

Noch eine andere Sicherung musste dagegen getroffen werden, dass nicht die Froscheier, besonders aber die aus dem Ei gezüchteten und frei herumschwimmenden Larven mit dem Wasserstrom aus einem Bassin in das nächstfolgende übergeführt wurden. Zu dem Zwecke wurde das Saugende der Heber mit einer grossen Glaskugel verschlossen, deren Wand von zahlreichen kleinen Oeffnungen siebförmig durchbrochen war, sodass das Wasser, nicht aber die Froschlarven, in das folgende Bassin übertreten konnte.

Bei der beschriebenen Anordnung des Apparates ist es selbstverständlich, dass Veränderung der Temperatur in einem Gefäss auch allmählich eine solche in allen nachfolgenden nach sich ziehen muss. Bei sorgsamer Beaufsichtigung arbeitete der Apparat Tage lang mit einer befriedigenden Gleichmässigkeit. Doch liessen sich geringe Schwankungen nicht ganz ausschliessen. Wenn zum Beispiel manchmal Abends im Raume bei 2 Gasflammen gearbeitet wurde und die Zimmertemperatur um 1^0 stieg, so machte sich dies nach einiger Zeit auch an den Wassertemperaturen der einzelnen Bassins bemerkbar. Eine absolute Constanz Tage lang zu erzielen, ist eben mit ausserordentlichen technischen Schwierigkeiten verbunden. Doch kommt es auf eine solche bei der vorliegenden Aufgabe zur Zeit auch wohl nicht an.

Zu unserer Aufgabe gehörte es natürlich auch, die Entwicklung der Froscheier bei Temperaturen von 0 bis $+ 10^0$ zu verfolgen. Zu diesem Zwecke bediente ich mich auch des oben angewandten Prinzips: Ein grosses Blechgefäss, das an seinem oberen Ende mit einer weiten Oeffnung mit Deckel und an seinem Boden

mit einem Ausflussrohr versehen war, wurde in einer Kiste mit Sägespähnen gut gegen die Umgebung isolirt und darauf mit kleinen Eisstückchen gefüllt. Im Deckel des Blechgefässes befand sich ausserdem noch eine kleine, mit einem Kork verschliessbare Oeffnung; durch den Kork ging ein vertical gestelltes Glasrohr hindurch, das an seinem oberen Ende einen kleinen, zum Auffangen von Wasser bestimmten Trichter trug. In diesen fielen aus einem kleinen Freibassin mit Ueberlauf, in welches Wasser aus der Leitung im Ueberschuss floss, mittels eines Tropfapparates gleichmässig und langsam Wassertropfen hinein. Sie rieselten über die Eisstückchen im Kessel, so dass sich Schmelzwasser bildete, das etwa die Temperatur von etwas über 0° besass und sich am Boden des Gefässes sammelte. Von hier floss es gleich durch das daselbst befindliche Auslassrohr ab in ein Glas-Bassin, in dem bei dieser Einrichtung die Wassertemperatur sich ziemlich constant auf 1—$1^1/_2$° über 0 erhielt. Von hier floss der kalte Wasserstrom wieder durch eine Reihe anderer Bassins, die mit dem ersten durch Heber verbunden waren langsam hindurch und wurde auf diesem Wege durch Ausgleich mit der 15° betragenden Lufttemperatur des Zimmers in jedem Bassin etwas wärmer, bis seine Temperatur schliesslich auf 8—10° gestiegen war.

Bei den verschiedenen Versuchen wurde in der Weise verfahren, dass die Eier von einem Froschweibchen einige Zeit nach der Befruchtung in kleinen Portionen auf die einzelnen Bassins vertheilt wurden. Dabei wurde vermieden, sie grösseren Temperaturdifferenzen auszusetzen. Es wurden daher zuerst die Eier in die Bassins mit mittlerer Temperatur gebracht und von hier portionenweise in die Gefässe mit nächst höherer oder nächst niederer Temperatur übertragen und in ihnen 5—10 Minuten belassen, ehe sie in das nächstfolgende wärmere oder kältere Gefäss kamen. So dauerte es wenigstens eine Stunde, bis alle Bassins mit ihrem Material beschickt waren.

In die Bassins wurden die Eier in Kästchen gebracht, die aus vernickeltem Draht angefertigt waren, und deren Boden etwa bis in die Mitte des Wassers hinabreichte.

Die durch das Experiment zu lösenden Aufgaben gliedern sich in zwei Abschnitte. Erstens waren die physiologischen Cardinalpunkte der Temperatur, das Minimum und

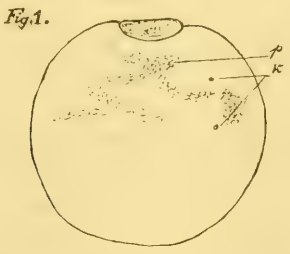
Maximum, sowie die Störungen festzustellen, welche in der Entwicklung der Froscheier bei Ueberschreitung der normalen Grenzwerthe hervorgerufen werden. Zweitens war der Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf den Ablauf der Entwicklung innerhalb der physiologischen Skala zu untersuchen.

Erster Abschnitt.

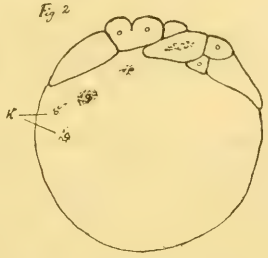
Die physiologischen Cardinalpunkte der Temperatur für die Entwicklung des Froscheies und die durch ihre Ueberschreitung hervorgerufenen Störungen.

A. Versuche an Rana fusca.

1. Eier von Rana fusca wurden am 12. III. um 9 Uhr 50 Min. befruchtet (Versuchsreihe A). Die Uebertragung in die einzelnen Bassins war um 11 Uhr 40 Min. beendet.



Bei einer Temperatur von $29\,^1/_2\,^0$ entwickeltes Ei der Versuchsreihe A. 5 Stdn. 10 Min. nach der Befruchtung (A 1 *e*) *k* = Kerne, *p* = Pigment.

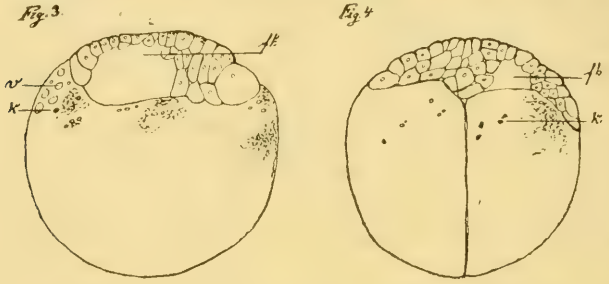


Bei einer Temperatur von $26\,^1/_2\,^0$ entwickeltes Ei der Versuchsreihe A. 5 Stdn. 10 Min. nach der Befruchtung (A. 4 *e*).

In den drei ersten Bassins betrugen die Temperaturen $29{,}6\,^0$, $28\,^1/_2\,^0$, $27\,^1/_2\,^0$. In keinem von ihnen kam es zu einer ordentlichen Theilung der Eier. Am lebenden Object sah man um 12 Uhr an dem animalen Pol einzelne unregelmässige Höcker und Furchen auftreten; zuweilen trennte sich eine kleine Scheibe durch eine ringförmige Furche ganz ab. Ein solcher Fall ist von einem 5 Stunden nach der Befruchtung abgetödteten Ei nach einem Durchschnitt abgebildet Fig. 1. Im Dotter liegen ausserdem noch einzelne wenige, kleine, durch Boraxcarmin roth gefärbte Kerne (*k*) zerstreut. An Schnittserien durch andere Eier drangen von der Oberfläche in der Umgebung des animalen

Poles nur wenige Furchen in die oberflächlichste Eirinde ein und riefen so die bei Betrachtung von der Oberfläche sichtbaren Höcker hervor, besonders bei den Eiern, die sich bei einer Temperatur von $27^1/_2{}^0$ entwickelten. Am folgenden Tag waren alle Eier abgestorben und zeigten eine runzelige Oberfläche mit unregelmässiger Pigmentvertheilung.

Einen wirklichen Furchungsprocess, wenn auch in einer



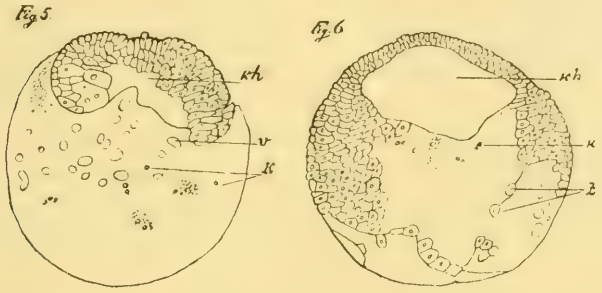
Bei einer Temperatur von $26^1/_2{}^0$ entwickelte Eier der Versuchsreihe A. 7 Stunden 10 Minuten nach der Befruchtung (A 4 *g*); *fh* = Furchungshöhle, *V* = Vacuole, *K* = Kerne.

gestörten Weise, zeigen erst die Eier im 4. Bassin, dessen Wassertemperatur $26^1/_2{}^0$ beträgt. Um 11 Uhr 55 Min. tritt die erste Theilungsfurche am animalen Pol auf in Form eines klaffenden Spaltes; nach 25 Min. ist sie auch am vegetativen Pol durchgeschnitten. Um 12 Uhr 25 Min. beginnt die zweite Querfurche aufzutreten, welche aber meist nur auf die obere Hälfte des Eies beschränkt bleibt. Im weiteren Verlauf wird die Furchung noch unregelmässiger und spielt sich nur in der Umgebung des animalen Poles ab. Hier unterscheidet man 20—30 polygonale, durch tiefe Furchen abgegrenzte Felder, die wie Pflastersteine aussehen, während die vegetative Oberfläche glatt ist. Auf einer Schnittserie durch derartige Eier sieht man, dass die Zerlegung in Zellen nur die oberflächlichste Rindenschicht betroffen hat (Fig. 2). Sie ist in eine kleine, dünne Scheibe unregelmässiger, pigmentirter Zellen zerfallen, unter welcher im Dotter einzelne, von einem kleinen Pigmenthof umgebene Kerne (*k*) zerstreut sind.

Nach 2 weiteren Stunden haben sich die grossen Stücke der animalen Scheibe durch wiederholte Theilungen rasch vervielfältigt und einen zelligen Bezirk geliefert, an welchem man bei Lupenvergrösserung die einzelnen Zellen noch als Körner

wahrnimmt. Dabei ist, wie Durchschnitte lehren, eine scharfe Sonderung zwischen dem getheilten und dem mehrfach grösseren, ungetheilten oder nur durch die erste Furche in 2 Stücke zerlegten Bezirk des Eies eingetreten (Fig. 3 u. 4). Auch eine Furchungshöhle ist jetzt entstanden, deren Boden die ungetheilte Dottermasse, deren Decke die zellige Scheibe bildet, welche wie ein Uhrglas aufliegt. Ziemlich zahlreiche, von Pigment eingehüllte Kerne (*K*) sind in der obersten Schicht der Dottermasse zerstreut.

Am anderen Tag, 24 Stunden nach der Befruchtung, hat



Bei einer Temperatur von 26 $^1/_2{}^0$ entwickelte Eier der Versuchsreihe A 1 Tag nach der Befruchtung (A 4. 13/3). *kh* = Keimblasenhöhle; *z* = in die ungetheilte Dottermasse eingebettete Zellen.

die Zerlegung in Zellen innerhalb der animalen Scheibe noch weitere Fortschritte gemacht, wie die Figuren 5 u. 6 lehren, die 2 in verschiedenem Grade geschädigten Eiern angehören. In Fig 5 ist die Scheibe vom ungetheilten Dotter scharf abgesetzt und mit ihren Rändern etwas nach Innen eingekrümmt, so dass der Dotter eine Strecke weit über ihre Oberfläche herübergreift und sie einhüllt. Sie besteht aus 3 bis 4 Lagen dicht zusammengepresster, kleiner Zellen. Im Dotter sind ausser den hier und da zerstreuten Kernen (*k*) viele Vacuolen (*v*), besonders in seiner oberen Schicht, entstanden. In dem anderen Fall (Fig. 6) ist nicht nur ein grösserer Theil des Eies in Zellen zerlegt, sondern auch eine scharfe Sonderung in einen zelligen und nicht zelligen Theil ausgeblieben. Man sieht beide mit gezackten, unregelmässigen Contouren aneinander grenzen. Hie und da sind einzelne Zellen oder kleine Gruppen von ihnen in die nicht getheilte Dottermasse, die wieder einzelne Dotterkerne (*k*) enthält, bis in die Nähe des vegetativen Poles eingesprengt. Das Ei

bildet so eine mit grosser Höhle versehene Keimblase, an deren Boden sich nur eine ansehnliche Partie nicht in Zellen zerlegter Dottermasse befindet. Anzeichen einer beginnenden Gastrulation, die in Bassins von niedrigerer Temperatur ihren Anfang nimmt, sind nicht wahrzunehmen.

Noch einen Tag später, am 14./3. untersucht, sind die bei $26^1/_2{}^0$ entwickelten Eier auf dem Stadium des vorausgegangenen Tages stehen geblieben und viele von ihnen bieten Anzeichen eines allmählich vor sich gehenden Absterbens und Zerfalls dar (Fig. 7). Die Zellen schliessen nicht mehr so fest wie vorher zusammen und haben das Bestreben sich abzurunden. Das um den Kern angesammelte Pigment ist ganz an die Oberfläche der Zelle getreten, so dass ihre Contour auf dem Durchschnitt wie mit schwarzer, chinesischer Tusche gezeichnet aussieht, wie bei einem Endothelhäutchen, in welchem die Zellgrenzen durch Versilberung geschwärzt worden sind.

Fig. 7.

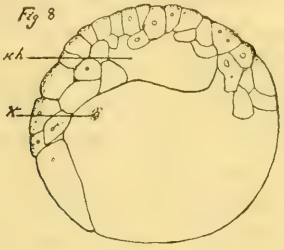
Stück eines wie in Fig. 5 entwickelten Eies zwei Tage nach der Befruchtung (A. 4. 14/3) etwas stärker vergrössert. Zellen im Absterben begriffen.

Am 25./3. ist das ganze Eimaterial abgestorben.

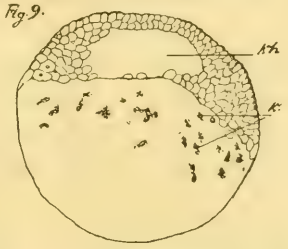
Eine besondere Stellung nehmen die in Bassin 6 und 7 befindlichen Eier ein, auf welche Temperaturen von etwa 23^0 u. 24^0 eingewirkt haben. Wir haben hier einen Grenzwerth der Temperatur erreicht, bei welchem geringe Verschiedenheiten zwischen den zum Versuch verwandten Eiern schon genügen, um ein sehr verschiedenes Endresultat im Entwicklungsprocess herbeizuführen. Bei allen beginnt die Furchung in nahezu normaler Weise, um 12 Uhr die erste Furche, eine halbe Stunde später die zweite Furche, um 1 Uhr 30 ist die dritte Furche beendet. Nach einigen Stunden ist das Ei in sehr viele Zellen zerlegt. Von hier ab aber beginnen sich immer mehr kleine Unterschiede zwischen den einzelnen Eiern bemerkbar zu machen, die sich allmählich summiren und schliesslich dazu führen, dass das Untersuchungsmaterial 3 ganz verschiedene Endergebnisse liefert. Ein sehr grosser Theil des Eies kommt nicht über das Keimblasenstadium hinaus und stirbt am zweiten oder dritten Tage wie das bei höherer Temperatur gezüchtete Material ab, ein zweiter und zwar der kleinste Theil liefert normale, sehr rasch entwickelte Larven, der dritte Theil besteht aus zahlreichen

Missbildungen, die durch Störungen des Entwicklungsprocesses in Folge übergrosser Wärme hervorgerufen worden sind und uns in einem besonderen Abschnitt (Seite 335) noch beschäftigen werden.

Im Verlaufe des Furchungsprocesses treten auch häufig ähnliche Abweichungen von der Norm auf, wie die schon früher beschriebenen. Während die animale Hälfte des Eies sehr rasch in Zellen zerlegt wird, bleibt die vegetative entweder in der



Bei einer Temperatur von 24 ⁰ entwickeltes Ei der Versuchsreihe A, 6 Stdn. 50 Min. nach der Befruchtung (A. 6*f*).



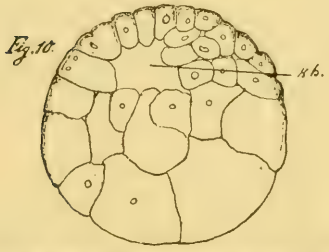
Bei einer Temperatur von 23,1 ⁰ entwickeltes Ei der Versuchsreihe A, 12 Stunden nach der Befruchtung (A. 7 *h*).

Zerlegung zurück und besteht aus einigen grossen Stücken oder sie wird gar nicht getheilt und nur allmählich dadurch, dass sich die in ihr eingeschlossenen Kerne vermehren, von sehr zahlreichen Kernen durchsetzt. Als Beleg verweise ich auf den Durchschnitt durch ein Ei aus Bassin 6 (Temp. 24) (Fig. 8). Es ist 7 Stunden nach der Befruchtung abgetödtet und kann schon als junge Keimblase bezeichnet werden, da eine grössere Höhlung (*kh*) in ihm entstanden ist. Der Unterschied zwischen der aus vielen kleinen Zellen bestehenden Decke und dem von einem grossen Dotterstück gebildeten Boden ist auffallend genug.

Der Gegensatz in der Entwicklung zwischen dem animalen und dem vegetativen Abschnitt des Eies kann in manchen Fällen so gross werden, dass ähnliche Verhältnisse entstehen, wie sie uns meroblastische Eier zeigen. Als Beispiel dient der Durchschnitt durch ein 12 Stunden nach der Befruchtung abgetödtetes, aus Bassin 7 stammendes Ei (Fig. 9). Es besteht aus einer kleinzelligen Keimscheibe und einem dem Nahrungsdotter vergleichbaren, nicht in Zellen zerlegten, grösseren Abschnitt. Beide sind mit einer glatten Linie scharf gegen einander abge-

setzt. In der Mitte liegt zwischen beiden die Keimblasenhöhle (*kh*). Zahlreiche Kerne (*k*) (Merocyten) sind in der an die Keimscheibe angrenzenden Schicht des Nahrungsdotters zerstreut.

Während Temperaturen von 26° bis 24° die Entwicklung des Froscheies, besonders den Furchungsprocess, sehr beschleunigen, zugleich aber auch nach mehreren Richtungen einen schädlichen Einfluss ausüben, macht sich letzterer bei Temperaturen von 22 bis 20° nicht mehr geltend, so dass jetzt allein das die Entwicklung fördernde Moment der Wärme rein zu Tage tritt. So sind die bei 22° entwickelten Eier 7 Stunden nach der Befruchtung in eine Morula umgewandelt, welche entsprechend dem normalen Furchungsschema am animalen Pol aus kleineren, am vegetativen Pol aus etwas grösseren Zellen zusammengesetzt ist. Ein Durchschnitt durch ein derartiges bei 22° entwickeltes Ei (Fig. 10) verglichen mit den früher beschriebenen Figuren (3, 4, 8) zeigt uns ohne Weiteres den Unterschied zwischen einer zwar durch Wärme beschleunigten, aber zugleich geschädigten und einer beschleunigten und dabei normal gebliebenen Entwicklungsweise.



Bei einer Temperatur von 22° entwickeltes Ei, 6 Stdn. 50 Min nach der Befruchtung (A. 8 *f*).

Alle bei 22°, 21° oder 20° gezüchteten Froscheier entwickeln sich jetzt auch ganz gleichartig. Eins befindet sich genau auf demselben Stadium wie das andere. Weder sterben Eier nachträglich am zweiten, dritten Tag etc. wie bei den höheren Temperaturen ab, noch sind unter ihnen auffällige Missbildungen zu bemerken. Wir können daher in diesem Versuch für das Ei von Rana fusca 22° als das Wärmeoptimum, d. h. als die Temperatur bezeichnen, bei welcher sich der Entwicklungsprocess bei allen Eiern mit der grössten Beschleunigung ohne eine auffällige Störung und Abweichung von der Norm vollzieht.

2. Ein zweiter Versuch zur Controlle wurde am 21. März ausgeführt. Die um 9 Uhr 30 Min. befruchteten Eier wurden noch langsamer auf die einzelnen Bassins vertheilt, deren Temperaturen denen des ersten Versuchs entsprachen; sie kamen in die wärmsten Bassins erst um 11 Uhr 40 Min., also 2 Stunden

10 Min. nach der Befruchtung. Hiermit mag eine geringe Verschiedenheit zusammenhängen, die sich bei diesem Versuch insofern ergab, als das Temperaturoptimum bei den Eiern etwas höher lag.

Im dritten Bassin (Temperatur 27,9—27,6) theilten sich die Eier in mehr oder minder regelmässiger Weise, begannen aber vom zweiten Tag an auf dem Stadium der Keimblase abzusterben. Auch hier zeigte es sich wieder, dass ihr vegetativer Theil durch die Wärme rascher und intensiver als ihr animaler Abschnitt geschädigt wurde.

Im vierten und fünften Bassin (26,3 u. 25,5 °) waren am zweiten Tag ebenfalls viele Eier abgestorben, andere aber hatten sich zu Missbildungen entwickelt, wie sie beim ersten Versuch im sechsten und siebenten Bassin beobachtet worden waren. Einige wenige Eier im fünften Bassin lieferten auch leidlich normale Embryonen. Im sechsten und siebenten Bassin (24 u. 23 °) verlief der Entwicklungsprocess fast überall, einige wenige Fälle ausgenommen, ohne eine deutlich hervortretende Störung. Im zweiten Versuch liegt daher das Temperaturoptimum etwa um 2 Grad höher als im ersten Versuch, denn es beträgt 24 °.

Auf die Ursache, welche diesen Unterschied möglicher Weise hervorgerufen hat, ist schon oben hingewiesen worden.

Durch erhöhte Temperatur erzeugte Missbildungen.

Im ersten Versuch wurden bei Temperaturen von 24 bis 23 °, im zweiten Versuch bei Temperaturen von 26 bis 25 °, während die meisten Eier abstarben und nur wenige sich zu normalen Embryonen entwickelten, zahlreiche Missbildungen erhalten, von deren Eigenthümlichkeiten ich hier eine kurze, zusammenfassende Darstellung auf Grund von mehreren Abbildungen und Schnittserien geben will. Wir können sie in 2 Gruppen theilen.

In der ersten Gruppe gleichen die Eier etwa den Missbildungen, welche ich in meiner Abhandlung (5) „Urmund und Spina bifida“ beschrieben und auf Tafel XVI, Fig. 1—7, 9—11 abgebildet habe. Sie stellen ovale, schüsselförmige Gebilde dar, deren eine Fläche durchweg schwarz pigmentirt ist, während die andere das weisse Dotterfeld zeigt, rings umgeben von einem schwarz pigmentirten, bald mehr bald weniger vor-

springenden Wulst. In manchen Fällen ist das Dotterfeld sehr gross, in anderen ist es mehr oder weniger dadurch zugedeckt, dass der Ringwulst stärker vorspringt und sich über es herüberlegt. Im Vergleich zu den früher beschriebenen Missbildungen sind die durch Wärmewirkung erzeugten unregelmässiger und in vieler Hinsicht verkrüppelter. Es macht sich dies besonders auch in der Weise geltend, dass der Ringwulst oft ungleichmässig entwickelt ist. Während er auf der einen Seite vom Dotterfeld sehr zellen-

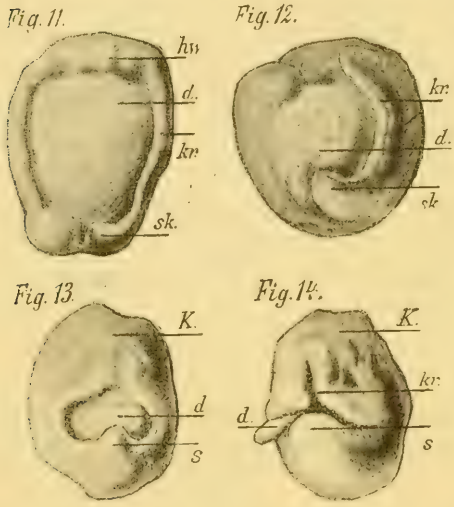


Fig. 11. Embryo mit totaler Urmundspalte; entwickelt bei 25,7° Temperatur, 2 Tage alt (Versuchsreihe B. 5 23/3).

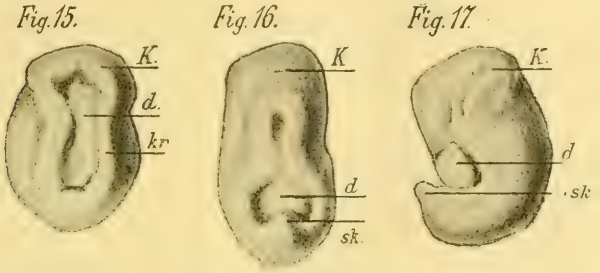
Fig. 12. Missgebildeter Embryo mit einem zur Hälfte entwickelten Keimring; bei 23,1° Temperatur entwickelt aus Versuchsreihe A. 7 14/3. 2 Tage alt.

Fig. 13 u. 14. Embryonen mit Urmundspalte aus Versuchsreihe A bei 24° Temp. 2 Tage alt (A. 6 14/3). Buchstabenerklärung siehe Figur 15 u. 17.

reich ist und sich in verschiedene Organe, Nervenplatte, Chorda, Ursegmentplatte differenzirt hat, ist er auf der entgegengesetzten Seite verkümmert und undifferenzirt geblieben.

Die Figuren 11—17 zeigen einige, aus vielen ausgewählte, derartige Monstrositäten. Fig. 11 entspricht der Figur 1 meiner früheren Abhandlung; sie zeigt das Dotterfeld (*d*) in grösster Ausdehnung frei liegen, umgeben von einem Keimring (*kr*), in welchem sich die Achsenorgane differenzirt haben. Kopf- und Schwanzende sind leicht von einander zu unterscheiden; denn an der mit *h* bezeichneten Stelle ist der Keimwulst zum queren Hirnwulst verbreitert, während er an dem entgegengesetzten Ende zu den in Entwicklung begriffenen Schwanzknospen (*sk*) verdickt ist. Fig. 12 stellt ein asymmetrisch entwickeltes, monströses Ei dar, an welchem der Keimring nur auf einer Seite zu

einem dicken Wulst ausgebildet ist und über die Oberfläche hervorspringt. Die Figuren 13 u. 14 veranschaulichen uns 2 Fälle, in denen das Dotterfeld von dem Keimring überwachsen wird. In dem neuen Ei ist nur noch ein kleiner Bezirk (*d*) des Dotters sichtbar, in dem anderen ist er ganz verdeckt, indem sich die Ränder des Keimringes ganz zusammengelegt haben und eine dreistrahlige Rinne umgrenzen. In beiden Fällen ist das Kopfende vom Schwanzende (*S*) unschwer zu unterscheiden.



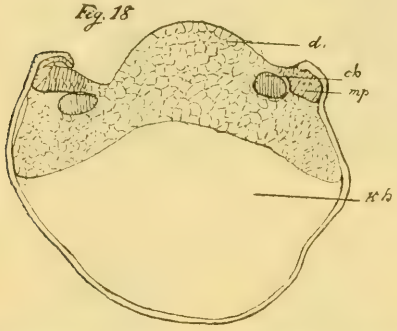
Embryonen mit partieller Urmundspalte aus Versuchsreihe A, bei 24° 2 Tage entwickelt (A 6 14/3). *K* = Kopfende, *S* = Schwanzende, *sk* = Schwanzknospe, *d* = Dotterfeld, *kr* = Keimring, *hw* = querer Hirnwulst.

In den drei letzten Figuren 15, 16 u. 17 haben sich die Embryonen beträchtlicher in die Länge gestreckt. In Figur 15 springen die linke und rechte Keimringhälfte (*kr*) vor, haben sich nach der Medianebene zu besonders in der Mitte des Eies einander genähert und umgrenzen eine bisquitförmige Vertiefung, in welcher das weisse Dotterfeld (*d*) liegt. Der mit *K* bezeichnete Theil entspricht dem Kopfe, der Theil *sk* dem Schwanzende. Eine weitere Entwicklung dieses Zustandes stellt das in Fig. 16 abgebildete Ei dar. Denn hier sind am Kopfende (*K*) die Keimringhälften über dem Dotterfeld bis zur Medianebene zusammen gerückt und untereinander verschmolzen; von der bisquitförmigen Rinne der Figur 15 ist nur der hintere Theil frei geblieben und zeigt einen Theil des Dotterfeldes (*d*), an dessen hinterem Rand sich die Schwanzknospe (*sk*) erhebt. Die Figur 17 ist ähnlich dem Embryo 8 meiner früheren Abhandlung. Das Kopfende (*K*), an dem die Haftscheiben angelegt sind, ist weiter entwickelt, die Schwanzknospe (*sk*), vor welcher am Rücken des Rumpfes noch eine weite, durch den Dotterpfropf (*d*)

ausgefüllte Oeffnung sich erhalten hat, ist stärker in die Länge gewachsen und dabei dorsalwärts in die Höhe gekrümmt.

Unter mehreren Querschnittserien, die durch diese und ähnliche Missbildungen angefertigt wurden, ist besonders eine von Interesse, weil sie eine Modifikation darbietet, welche in der Abhandlung „Urmund und Spina bifida“ noch nicht beschrieben worden ist. Es handelt sich nämlich um ein Ei, das einerseits noch vollständig den Charakter des Keimblasenstadiums darbietet, andererseits aber Chorda und Medullarplatte differenzirt hat. Eine Keimblase ist das Ei, denn es enthält noch die sehr geräumige Blastulahöhle (*kh*), welche auf der einen Seite von einer dünnen Membran abgeplatteter, in zwei Lagen angeordneter, pigmentirter Zellen, auf der anderen Seite von einer dicken, aus vielen Dotterzellen zusammengesetzten Platte begrenzt wird. Letztere bildet, wenn wir uns das ganze Ei seiner Schwere nach orientirt denken, den Boden, erstere die Decke der Keimblase. Während in dieser Weise noch die allgemeine Form der Keimblase erhalten ist, hat sich das Zellenmaterial, welches der Götte'schen Randzone angehört, weiter entwickelt. In der Umgebung des Dotterfeldes (*d*) ist genau in derselben Weise, wie bei den in meiner älteren Arbeit beschriebenen Embryonen mit Urmundspalte (Spina bifida) (vgl. Taf. XVII, Fig. 2 u. 3) ein Keimring entstanden. Derselbe setzt sich zusammen aus einer halben Medullarplatte (*mp*), einer Chorda (*ch*) und wahrscheinlich auch aus mittlerem Keimblatt. Die halbe Medullarplatte geht mit ihrem inneren Rand in die als Hügel vorspringende Dottermasse (*d*) über, mit ihrem äusseren Rand bildet sie einen niedrigen Medullarwulst und schlägt sich in das dünne Hornblatt um, welches weiter in die Decke der Keimblasenhöhle übergeht. Unter der Uebergangsstelle der durch das besondere Gefüge ihrer Zellen deutlich

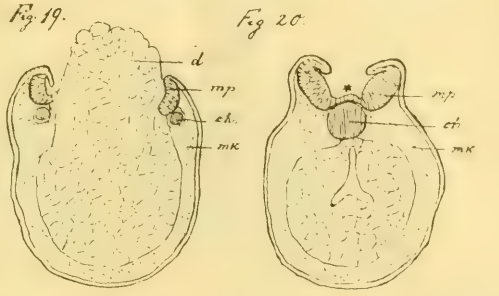
Fig. 18



Querschnitt durch ein missgebildetes Ei mit totaler Urmundspalte und erhaltener Keimblasenhöhle (*kh*), 2 Tage alt, bei 24,1° entwickelt (Versuchsreihe A. 6 14/3). *ch* = Chorda, *mp* = halbe Medullarplatte, *d* = Dotterfeld, *kh* = Keimblasenhöhle.

unterschiedenen Medullarplatte findet sich der scharf begrenzte runde Querschnitt der Chorda (*ch*). Das mittlere Keimblatt war von den Dotterzellen nicht gut abzugrenzen, ist aber wohl gleichfalls am Keimring gebildet worden.

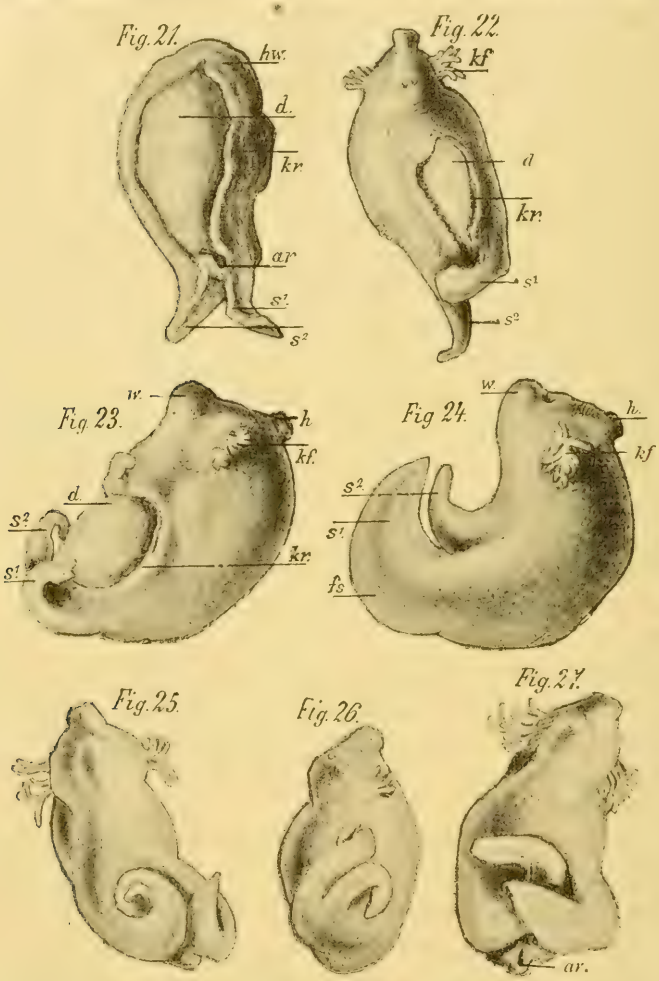
Eier, wie das eben beschriebene, bilden eine seltene Ausnahme; gewöhnlich ist die Keimblasenhöhle ganz geschwunden, der Befund der Querschnittserien bei den durch Wärme erzeugten Missbildungen ist dann ein gleicher wie bei den schon früher durch andere Methoden erhaltenen. Man vergleiche mit den älteren Abbildungen (5 Tafel XVII, Fig. 2 u. 3) die 2 Durchschnitte, welche durch das hintere und das vordere Ende des in Figur 16 abgebildeten Embryo hindurch gelegt worden sind (Fig. 19 u. 20). Der erstere (Fig. 19) geht durch die am Rücken gelegene, ansehnliche, vom Dotterpfropf ausgefüllte Urmundspalte. Wir finden wieder die Anlage des Rückenmarks aus 2 Hälften (*mp*) bestehend, welche durch den Dotterpfropf (*d*) von einander getrennt sind.



2 Querschnitte durch den in Fig. 16 abgebildeten Embryo. Fig. 19 durch den Rest der Urmundspalte, Fig. 20 durch das Kopfende, in welchem die beiden Medullarplattenhälften durch eine dünne Zellbrücke * verbunden sind. Bezeichnung wie in Fig. 18.

Unter ihrem medialen Rand liegt jederseits der Durchschnitt einer Chorda (*ch*). Unter beiden beginnt das mittlere Keimblatt (*mk*), welches eine zusammenhängende Schicht zwischen den beiden Grenzblättern herstellt und in seinem dorsalen Abschnitt zu den Ursegmenten verdickt ist. Ueber den lateralen Theil jeder Medullarplatte legt sich das Hornblatt als Falte herüber. Am Querschnitt durch das vordere Ende sind die beiden Nervenplatten (*mp*) in der Medianebene aneinander gerückt und durch ein dünnes Zellenhäutchen untereinander verbunden. Die relativ breite, ventrale Rückenmarkcommissur * wird durch den Querschnitt der ansehnlich entwickelten Chorda (*ch*), welcher ihr ganz dicht anliegt, am Boden der Nervenrinne dorsalwärts emporgedrängt. Unter der Chorda ist im Dotter eine kleine Kopfdarmhöhle zu sehen.

Die zweite Gruppe der Missbildungen umfasst einen Tag ältere Embryonen, welche zum Theil von sehr son-



3 Tage alte missgebildete Embryonen mit Doppelschwänzen und Rest einer Urmundspalte. Sie rühren theils von der Versuchsreihe A (Temperatur 24,1°—23,1° A. 6 u. A. 7) her, theils von der Versuchsreihe B (Temperatur 26,5° bis 25,7° B. 4 u. B. 5). Fig. 21 Embryo P, Fig. 22 Embryo O, Fig. 23 Embryo R, Fig. 24 Embryo S, Fig. 25 Embryo N, Fig. 26 Embryo M, Fig. 27 Embryo X.

derbarer und abenteuerlicher Gestalt sind (Fig. 21—27). Theils bieten sie in der Rückengegend noch eine sehr breite Urmundspalte dar, durch welche das Dottermaterial (*d*) von aussen sicht-

bar ist, theils hat sich die Spalte zu einem kleineren Loch verengt, das in der Lumbalgegend vor dem Anfang des Schwanzendes gelegen ist und von diesem meist verdeckt wird. Besonders charakteristisch aber für unsere Missbildungen ist ihr Schwanzende, das vollständig in 2 Fortsätze oder in 2 Schwänze (s^1 u. s^2) gespalten ist. Da die Embryonen aus der eng anliegenden Eihülle noch nicht ausgeschlüpft sind, sind ihre doppelten Schwänze dorsalwärts umgebogen und in den Fällen, wo sie zu besonderer Länge herangewachsen sind, aufgerollt. Meist sind die beiden Schwanzfortsätze von ungleicher Grösse sowohl in Bezug auf ihre Dicke als auf ihre Länge.

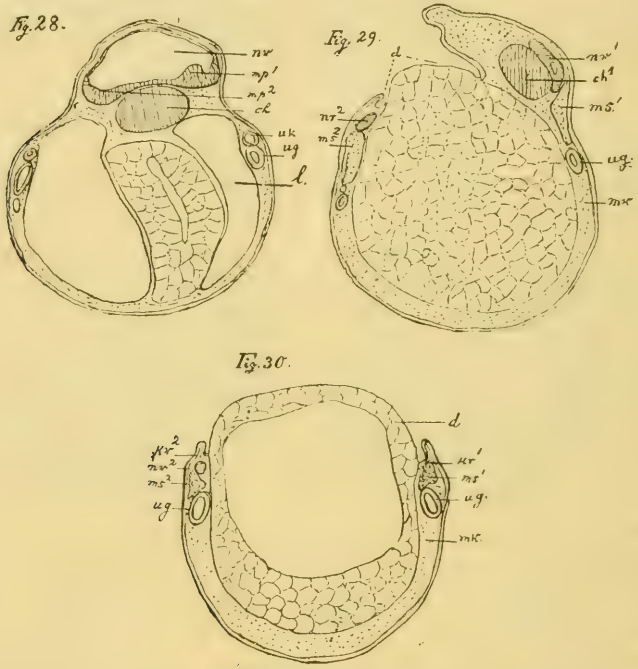
Die Genese dieser Doppelschwänze, welche fast bei allen durch Wärme hervorgerufenen Missbildungen zu beobachten waren, ist leicht zu erklären. Wie schon von verschiedenen Forschern bei der normalen Entwicklung der Amphibien festgestellt worden ist (Näheres darüber siehe Nr. 5, Seite 452—459), entsteht der unpaare Schwanz aus einer paarigen Anlage, aus 2 Schwanzknospen, die sich zu beiden Seiten des hinteren Urmundrestes als Verdickung seiner Ränder anlegen.

Die doppelten Schwanzknospen verschmelzen darauf untereinander zu einem unpaaren Höcker und trennen dadurch den Urmundrest in eine vordere vor der Schwanzwurzel gelegene Abtheilung, den bekannten canalis neurentericus, und in eine hintere und unter der Schwanzwurzel gelegene Strecke, welche zum bleibenden After wird.

Bei unseren Missbildungen erklärt sich die Entwicklung eines Doppelschwanzes in einfacher Weise so, dass in Folge der ausgedehnten Urmundspalte die sonst frühzeitig erfolgende Verschmelzung der beiden Schwanzknospen unterbleibt und dass nun jede für sich in die Länge auswächst und sich in verschiedene Gewebe und Organe differenzirt. An den am längsten entwickelten und am meisten differenzirten Schwanzfortsätzen hat sich sogar schon ein Flossensaum deutlich abgesetzt (Fig. 24 u. 27).

Das Kopfende zeigt bei den in der zweiten Gruppe zusammengestellten Missbildungen eine ungleiche Beschaffenheit. In Fig. 21 ist es nicht weiter entwickelt als in der Fig. 11 der ersten Gruppe. Vor dem noch in ganzer Ausdehnung frei liegenden Dotterfeld (*d*) findet sich unmittelbar der quere Hirnwulst (*hw*). Bei den anderen Embryonen (Fig. 22—27) ist ein

Kopf formirt, an dessen Seiten schon Büschel ziemlich langer und zum Theil verzweigter Kiemenfäden (*kf*) hervorgesprosst sind. Seine Form bietet Abnormitäten dar, indem Höcker an der Oberfläche hervortreten, die bei normaler Entwicklung nicht vorhanden sind. So ist z. B. gewöhnlich der Kopf nach vorn und unten rüsselartig verlängert (Fig. 22, 23, 24, 25).



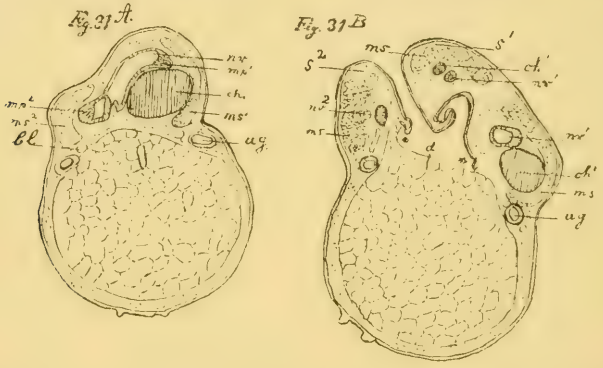
3 Querschnitte durch den in Fig. 22 abgebildeten Embryo R. *nr* = Nervenrohr, mp^1, mp^2 = Verdickter Theil der rechten und linken Medullarplatte, ms^1, ms^2 = Muskelsegmente der rechten und linken Seite, *ch* = Chorda, *ug* = Urnierengang, *uk* = Urnierenkanälchen, *mk* = mittleres Keimblatt, *d* = Dotterfeld, *l* = Leibeshöhle, *kr* = Keimring.

Aus den Querschnittserien sei zur Vervollständigung noch Folgendes hervorgehoben. Bei dem Embryo P (Fig. 21), bei welchem sich das Kopfende nicht weiter entwickelt hat, ist auf einer Seite trotzdem ein Hörbläschen entstanden. Zu beiden Seiten des Dotterfeldes findet sich je eine halbe Medullarplatte, die sich zu einem engen Rohr zusammengefaltet hat, und je eine Chorda, die auf einer Seite schwächer als auf der anderen entwickelt ist und schliesslich caudalwärts ganz verschwindet. Jederseits haben sich aus den Ursegmenten Muskelfasern differenzirt.

Bei den mit deutlich ausgeprägtem Kopf versehenen Embryonen O (Fig. 22) und R (Fig. 23) ist ventralwärts das Herz in einer geräumigen Halshöhle entstanden. Die Hirnblasen sind von sehr unregelmässiger Form, hie und da stark ausgeweitet; nur ihre untere Wand besteht aus einer dickeren Zellenschicht, die Decke aus einem sehr dünnen Zellenhäutchen. 2 Hörbläschen sind vorhanden. Die Chorda ist bei O an einer Stelle zu einer förmlichen Geschwulst verdickt. In der Halsgegend sind Vornierenkanälchen angelegt, die nach rückwärts sich in den nie fehlenden Urnierengang fortsetzen. Vor der am Rücken weit offenen Urmundspalte erreicht die Chorda eine ansehnliche Dicke, und weitet sich das Rückenmarksrohr, dessen dorsale Wand immer ein sehr feines Häutchen ist, sackartig aus, wie aus einer Querschnittserie von Embryo R abgebildet ist (Fig. 28). Dann theilt sich das Rückenmark in zwei Schläuche, die auseinanderweichen und einen Bestandtheil des Keimrings (Fig. 23 *kr*) bilden, welcher das Dotterfeld (*d*) umzieht. Bei beiden Embryonen sind die Organe, welche sich als Fortsetzung der Organe des vorderen Abschnittes im Keimring differenzirt haben sollten, theils nur kümmerlich entwickelt, theils gar nicht zur Anlage gekommen. Beim Embryo R finden wir rechterseits vom Dotterpfropf den Keimring stark verdickt und als Wulst weit vorspringend (Fig. 29 kr^1); er enthält die Fortsetzung der in Figur 28 abgebildeten Chorda, die noch ansehnlich gross ist, und seitwärts neben ihr ein enges Rohr, welches die Fortsetzung des oben erwähnten rechten Gabelastes des Rückenmarks ist. Linkerseits ist der Keimring (kr^2) wenig entwickelt. Eine Chorda fehlt in ihm, dagegen ist ein Zellenstrang (nr^2) vorhanden, welcher von dem anderen Gabelast des Rückenmarks herrührt. Auf beiden Seiten trifft man ferner im Keimwulst Bündel von Muskelfasern (*ms*) und die Querschnitte der Urnierengänge (*ug*). Auf den weiter caudalwärts gelegenen Schnitten (Fig. 30) verkümmert auch der rechte Keimring (kr^1), ja es schwindet in ihm nicht nur die Chorda vollständig, sondern gleichzeitig auch die Fortsetzung des Nervenrohrs, während sie linkerseits noch vorhanden ist (nr^2). Aehnlich sieht ein Querschnitt durch den Rücken von Embryo O in der Gegend der Urmundspalte aus. In Folge dessen sind auch in den beiden Schwanzfortsätzen Nervenrohr und Chorda nicht zur Anlage ge-

kommen; sie bestehen daher nur aus Gallertgewebe, aus Gruppen von Muskelfasern und aus Epidermis.

Die Querschnittsserien durch die übrigen Embryonen (Fig. 25—27) zeigen die Axenorgane im Rumpf und in den beiden Schwanzfortsätzen besser entwickelt. Zur Beschreibung wähle ich drei Schnitte durch Embryo N (Fig. 25) und Embryo X (Fig. 27). Der eine Schnitt (Fig. 31 *A*) geht durch die Rückengegend von N gerade in geringer Entfernung vor der Urmundspalte, welche sich als ein kleines, vom Dotterpfropf ausgefülltes



2 Querschnitte durch den in Fig. 25 abgebildeten Embryo N. *A* vor dem Rest der Urmundspalte angelegter Querschnitt. *B* Querschnitt durch Urmundspalte und den Doppelschwanz. Buchstabenerklärung wie in Fig. 30. Ferner: *bl* = Blutgefäss.

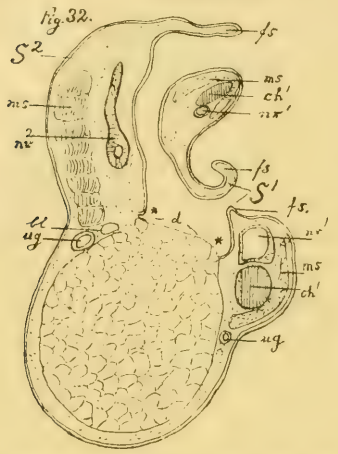
Loch an der Theilung in die 2 Schwanzfortsätze erhalten hat. Man sieht den Querschnitt durch die Chorda (*ch*), welche bei allen Missbildungen in dieser Gegend immer ausserordentlich dick ist; ferner über ihr und etwas stark nach links verschoben das stark veränderte Rückenmarksrohr (*nr*). Seine Wandung ist hautartig dünn, bis auf eine kleine, links (nr^2) und rechts (nr^1) gelegene Stelle, welche aus hohen Zellen zusammengesetzt ist. Es ist stark verbreitert und zeigt auf der linken Seite eine Einschnürung, welche auf den folgenden Schnitten zur Sonderung in einen grösseren rechten und einen kleineren linken Schlauch führt, von denen jeder einen verdickten Theil (halbe Medullarplatte) erhält. Ausserdem sind auf dem Querschnitt noch zu sehen die aus den Ursegmenten hervorgegangenen Muskelplatten (*ms*); die rechte (ms^1) umfasst bogenförmig die Chorda, die linke (ms^2) ist compacter und begrenzt seitlich die in Abschnürung be-

griffene Hälfte des Rückenmarksquerschnittes. Ferner finden sich unter den Muskelplatten die Querschnitte der zwei Urnierenkanäle (*ug*) mit ihren dicht anliegenden Blutgefässen.

Der zweite Schnitt (Fig. 31 *B*) geht mitten durch die Urmundspalte und die Wurzel der beiden Schwanzfortsätze (s^1 u. s^2), welche schräg zu ihrer Länge getroffen sind, da sie dorsalwärts aufgerichtet und etwas zusammengerollt sind. Der rechte Schwanz (s^1) ist der entwickeltere; er ist seiner Länge nach so getroffen, dass in Anbetracht seiner Krümmung die in ihm eingeschlossenen Axenorgane zweimal auf dem Durchschnitt zu sehen sind. In ihm setzt sich die Chorda (ch^1) und die grössere Abtheilung des auf dem Querschnitt (Fig. 31 *A*) abgebildeten Rückenmarksschlauches (nr^1) fort. Rückenmarksrohr und Chorda verjüngen sich rasch nach dem Schwanzende zu. Es besteht daher eine starke Grössendifferenz zwischen dem in der Schwanzwurzel (nr^1 u. ch^1) und dem nach dem Schwanzende zu gelegenen Abschnitt (nr^1 u. ch^1). Lateral an der zweimal getroffenen Chorda nebst Rückenmark liegen etwa 7 Muskelsegmente (*ms*), deren grössere Anzahl sich daraus erklärt, dass wir es mit einem schräg zur Längsachse des zusammengebogenen Schwanzes geführten Schnitt zu thun haben. Der linke ebenfalls schräg zu seiner Längsachse getroffene Schwanzfortsatz (s^2) ist etwas schwächer. In ihm fehlt die Chorda. Nur die Abzweigung des Rückenmarksrohrs, welche sich schon in Fig. 31 *A* bemerkbar macht und mit mp^2 bezeichnet ist, ist in ihm nachzuweisen, ferner eine Reihe von 4 Muskelplatten (*ms*). Wo sich die beiden Schwanzfortsätze vom Rumpf erheben, sind wieder die Querschnitte der beiden Urnierengänge (*ug*) aufzufinden. In der Urmundspalte liegt der Dotter (*d*) zwischen den mit einem Stern (*) bezeichneten Stellen frei zu Tage.

Sehr ähnlich ist der Befund (Fig. 32) durch die beiden zu noch grösserer Länge entwickelten Schwanzfortsätze der Missbildung X (Fig. 27). Nur der eine Fortsatz (s^1), welcher stark umgebogen und in Folge dessen auf dem Querschnitt zweimal getroffen ist, enthält eine halbe zum Rohr zusammengekrümmte Medullarplatte (nr^1) und die Fortsetzung der Chorda (ch^1). Beide sind lateralwärts von der rechten Muskelplatte (*ms*) begrenzt, deren Querschnittsbild sichelförmig ist. Der linke Fortsatz (s^2) ist seiner Länge nach schräg getroffen; eine Chorda ist nicht

in ihm zur Entwicklung gelangt; die in ihm eingeschlossene linke Hälfte des Nervenrohrs (nr^2) ist ebenfalls weniger als auf der anderen Seite ausgebildet; lateralwärts von ihm sind 8 hinter einander aufgereihte Ursegmente (*ms*) der linken Körperhälfte zu sehen. Auch hier fehlen unter der Schwanzwurzel wieder die Querschnitte der Urnierenkanäle (*ug*) nicht. Die durch den frei liegenden Dotter (*d*) ausgefüllte Urmundspalte nimmt den durch die beiden Sterne (*) begrenzten Raum ein. An beiden Schwanzfortsätzen ist ein ansehnlicher Flossensaum (*fs*) entwickelt.



Querschnitt durch den in Fig. 27 abgebildeten Embryo X in der Gegend des Doppelschwanzes. Buchstabenerklärung wie in Fig. 30. Ferner: *bl* = Blutgefäss, *fs* = Flossensaum.

Aehnlich wie in den beiden oben beschriebenen Fällen liegen die Verhältnisse bei den übrigen in Querschnitte zerlegten Embryonen.

Untere Temperaturgrenze für die Entwicklung des Eies von Rana fusca.

Die beiden von mir vorgenommenen Versuchsreihen A und B führten zu etwas verschiedenen Ergebnissen. In dem einen Versuch B wurde die Kälte von den Eiern viel besser vertragen als in dem anderen (A), so dass eine getrennte Besprechung stattfinden muss.

Die Eier, welche dem Experiment B dienten, entwickelten sich in den mit dem Schmelzwasser des Eises gefüllten Gefässen, deren Temperatur sich von 1° allmählich auf etwa 8°—10° erhöhte (s. Seite 327) zwar ausserordentlich langsam, aber doch in einer normalen Weise.

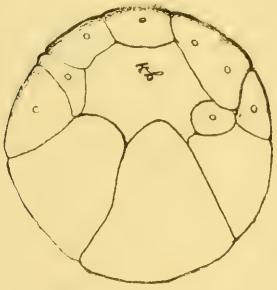
Ueber den Verlauf der Furchung bei diesen niederen Temperaturen wird später berichtet werden; hier sei nur vorläufig das eine hervorgehoben, dass in dem Gefäss, dessen Wassertemperatur etwa 2,5° betrug, die erste Theilung nach 4 Stunden 45 Minuten, die zweite nach 8 Stunden 10 Minuten und die dritte nach 13 Stunden 20 Minuten nach der Befruchtung sich abspielte,

und dass in dem kältesten Gefäss von 1° die zweite Furche sogar erst nach 11 Stunden 20 Minuten aufzutreten begann.

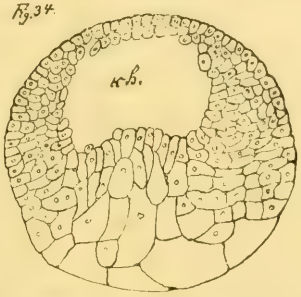
In dieser ausserordentlich verlangsamten Weise setzte sich der Entwicklungsprocess in den beiden Gefässen mit den Wassertemperaturen von 1° und 2,5° viele Tage, ja wochenlang fort.

Bei 1,5° Temperatur bestehen die Eier noch nach 2 Tagen aus einer geringen Anzahl grosser Theilstücke, die zwischen sich eine ziemlich geräumige Furchungshöhle entwickelt haben. Wie der Durchschnitt (Fig. 33) lehrt, sind namentlich in der vegetativen Hälfte der grosszelligen Keimblase nur ein paar mächtige Stücke von ausgeprägter Keilform angelegt, während die Decke der Höhle sich aus einer einfachen Lage bedeutend kleinerer

Fig. 33.



Bei einer Temperatur von 1° entwickeltes Ei der Versuchsreihe B. 2 Tage nach der Befruchtung (B. 19. 23/3).



Bei einer Temperatur von 1° entwickeltes Ei der Versuchsreihe B. 5 Tage nach der Befruchtung (B. 19. 26/3).

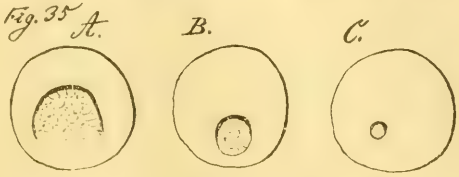
und etwas zahlreicherer, zum Theil auch wie ein Keil geformter animaler Zellen zusammensetzt. Ehe die ersten Anzeichen einer beginnenden Gastrulation bei Betrachtung von der Oberfläche oder auf Durchschnitten sich bemerkbar machen, sind wenigstens 12 Tage seit der Befruchtung verflossen. In dieser langen Zeit, welche das Keimblasenstadium währt, haben bei der Temperatur von 1,5° nur sehr langsam erfolgende Theilungen von Zellen stattgefunden. 5 Tage nach der Befruchtung (Fig. 34) ist die Keimblase, deren Höhle etwas an Ausdehnung zugenommen hat, noch sehr grobzellig. Nach weiteren 3 Tagen hat sich das Aussehen wenig geändert; nur die Höhle ist noch etwas grösser, und die Zellen sind etwas kleiner und zahlreicher geworden. Pathologische Veränderungen konnten in Schnittserien mehrerer Eier in keiner Weise wahrgenommen werden.

Von seinem ersten Beginn bis zu seiner Vollendung zieht sich der Gastrulationsprocess mit derselben Langsamkeit Tag für Tag hin, so dass bis zur Ausbildung eines ringförmigen Blastoporus wenigstens wiederum 10 Tage vergehen. Als die Eier zum letzten Male nach 30 Tagen untersucht wurden, war der Urmund noch als kleiner weisser Punkt (Tafel I, Fig. 13) zu sehen und auf der Oberfläche der Kugel begann sich die Medullarplatte von ihrer Umgebung ein wenig abzugrenzen.

Wie gesagt, wurden trotz der während eines ganzen Monats enorm verlangsamten Entwicklung Anzeichen eines pathologischen Processes bei den Eiern nicht bemerkt; indessen glaube ich, dass man bei weiterer Ausdehnung des Versuches doch keine lebensfähigen Larven züchten wird. Denn wenn die Entwicklung denselben Schneckengang bei der Temperatur von 1,5° beibehält, so sind gewiss noch Monate erforderlich, ehe gestreckte Larven mit Kiemenbüscheln entstehen, die im Stande sind die Eihüllen zu verlassen. Wahrscheinlich werden sich doch von Woche zu Woche mehr kleine Schädigungen bemerkbar machen, die schliesslich ein langsames Absterben der Eier herbeiführen werden. Jedenfalls aber lehrt unser Versuch, dass schon bei 1° die Eier von Rana fusca in die Entwicklungsbewegung, wenn auch ausserordentlich langsam, eintreten und sie auch wochenlang unterhalten können. Die untere Grenze der Entwicklungsfähigkeit der Eier liegt daher zwischen + 1° und 0°, wobei wir die oben gemachte Einschränkung uns vorbehalten.

Ein Moment will ich noch hervorheben, welches mir darauf hinzuweisen scheint, dass abnorm niedrige Temperaturen von einigen Graden über dem Nullpunkt bei längerer Dauer doch allmählich der Constitution der Eier nachtheilig sind. Während nämlich bei mittleren Temperaturen von den in einem Gefäss unter denselben Bedingungen befindlichen Eiern eines wie das andere fast genau auf demselben Stadium der Entwicklung angetroffen wird, bilden sich hier nicht unerhebliche Verschiedenheiten heraus. Zum Beweis diene folgender Befund (Fig. 35). In dem Bassin, dessen Wassertemperatur 2,5—3° betrug, befanden sich die Eier nach 12 Tagen in voller Umwandlung zur Gastrula, ein Process, der schon 4 Tage vorher auf dem allerfrühesten Stadium beobachtet werden konnte. Sie boten aber jetzt ein sehr verschiedenes Aussehen unter einander dar. Denn bei einigen

(A) zeigte der Urmund noch die Form eines Hufeisens, bei anderen (B) war er zu einem runden weiten Ring geschlossen, und bei wieder anderen (C) hatte sich der runde Blastoporus schon zu einer ziemlich engen Oeffnung zusammengezogen. Nun sind bei der niederen Temperatur von 2,5° meiner Meinung nach einige Tage erforderlich, ehe aus einem hufeisenförmigen Urmund sich die enge Form des ringförmigen Blastoporus ausgebildet hat. Es sind daher manche Eier hinter den übrigen in demselben Bassin befindlichen erheblich in ihrer Entwicklung zurückgeblieben. Es scheint mir dies auf einer geringen Abnahme ihrer Lebenskraft, auf einer Schädigung ihrer Constitution, zu beruhen.



Bei einer Temperatur von $2\,^1/_2{}^0$, 3° entwickelte Eier der Versuchsreihe B auf 3 verschiedenen Phasen des Gastrulationsprocesses. 12 Tage nach der Befruchtung (B. 18. 2/4).

Auch auf botanischem Gebiet hat man bei keimenden Samen beobachtet, „dass bei nur langsamer Regung der Lebensthätigkeit die Gefahr des Verkommens gross ist.“ (Pfeffer, S. 128.)

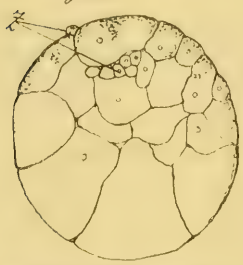
Noch mehr aber lehren die Ergebnisse unseres zweiten Versuchs (A), dass die Uebertragung der Eier in stark abgekühltes Wasser unter Umständen mit einer dauernden Schädigung für sie verbunden ist. Allerdings begannen sich auch in diesem Fall die Eier zu entwickeln; doch schon beim Furchungsprocess machten sich Eigenthümlichkeiten, die im nächsten Abschnitt ihre Besprechung finden werden, bemerkbar; sie steigerten sich im weiteren Verlauf der Furchung und führten schliesslich in den am meisten abgekühlten Gefässen zum allmählichen Absterben der Eier, nachdem sie sich schon in Tausende von Zellen getheilt hatten und bei Betrachtung ihrer Oberfläche das Stadium der grobzelligen Morula darboten. Die an mehreren auf einander folgenden Tagen vorgenommene Untersuchung der Eier, die sich bei einer Wassertemperatur von 2,5° entwickelten, führte zu folgenden Befunden:

Am zweiten Tag nach der Befruchtung war wie bei der Versuchsreihe B, so auch hier das Ei in eine beträchtlichere Anzahl von Zellen zerlegt, die nach dem vegetativen Pol zu sehr

gross, nach dem animalen Pol zu erheblich kleiner sind. Was aber sofort auffällt, ist der Umstand, dass die dort (Fig. 33) wohl ausgebildete Furchungshöhle hier ganz fehlt (Fig. 36). Die zahlreichen Zellen schliessen ohne Ausnahme mit ihren Oberflächen dicht aneinander; und zwar ist dies kein vereinzelter Befund, sondern alle Durchschnittsserien bieten das gleiche Aussehen dar.

Am vierten und fünften Tag nach der Befruchtung haben die Zellen fortgefahren, sich langsam zu theilen. Die Eier bieten äusserlich das Bild einer Morula dar, an welcher man bei schwacher Lupenbetrachtung die einzelnen Zellen noch als Körner von einander unterscheiden kann. An Durchschnitten durch viele Exemplare ist aber auch jetzt noch keine Spur einer Furchungs- oder einer Keimblasenhöhle aufzufinden. In den nächstfolgenden Tagen bieten die Eier noch ziemlich genau denselben Anblick dar; die Vermehrung der Zellen kann keine grossen Fortschritte gemacht haben; in vereinzelten Eiern ist in der animalen Hälfte ein ganz kleiner Hohlraum aufgetreten, der als Rudiment einer Keimblasenhöhle betrachtet werden kann; in anderen fehlt auch dieses Rudiment.

Fig. 36.



Bei einer Temperatur von $2\,1/2^0$—3^0 entwickeltes Ei der Versuchsreihe A. 2 Tage nach der Befruchtung (A. 18. 14/III). *Z* = Durch ihre abnorme Kleinheit von anderen auffällig unterschiedene Zellen. Eine Furchungshöhle fehlt.

Ueber das Morulastadium kamen die Eier nicht hinaus; nach einigen Tagen begannen sie abzusterben, indem ihre Zellen sich veränderten und zerfielen. Selbst Eier, die am zweiten Tage mit einer Portion kalten Wassers in ein grösseres Uhrschälchen übertragen und in das warme Zimmer gestellt wurden, entwickelten sich nicht rascher und waren nicht mehr vom Untergang zu retten.

Dieselben Veränderungen mit demselben Ausgang boten die bei 4^0 gezüchteten Eier. Erst in dem Gefäss mit 6^0 Wassertemperatur machten sie in der Entwicklung bessere Fortschritte. Zwar war auch bei ihnen am ersten Tag nach der Befruchtung, wo schon ein Haufen grosser Zellen gebildet war, noch keine Furchungshöhle vorhanden; sie begann aber am folgenden Tag

aufzutreten, als die Zellen schon ziemlich klein geworden waren; sie vergrösserte sich hierauf von Tag zu Tag, ohne aber je die Ausdehnung wie bei den Eiern der Serie B zu erreichen. Vier Tage nach der Befruchtung begann die Gastrulation. Nach 8 Tagen war bei vielen Eiern ein enger, ringförmiger Blastoporus zu beobachten, während einzelne noch auf dem Blastulastadium verharrten. Aus einem Theil der Eier wurden normale Larven mit Kiemen gezüchtet; ein anderer Theil lieferte pathologische Producte, auf welche die Untersuchung nicht ausgedehnt wurde.

In den Ergebnissen der beiden Parallelversuche herrscht eine beträchtliche Verschiedenheit. In dem einen Fall ist die Entwicklung sehr verlangsamt, zugleich aber, soweit sich übersehen liess, normal; hier ist sie ausser der Verlangsamung zugleich in erheblicher Weise gestört. Denn dass die Zellen nicht mehr ganz normal sind, auch wenn sie fortfahren sich zu theilen, lässt sich schon daraus schliessen, dass die Bildung der Furchungs- und Keimblasenhöhle nicht mehr zu Stande kommt. Wahrscheinlich sind mehr die Functionen des Protoplasmas als des Kerns die geschädigten, und ihre Störung hat schliesslich den allmählichen Zerfall des ganzen Zellenorganismus zur Folge.

Es lässt sich nun hier die Frage aufwerfen, wodurch in dem einen der Parallelversuche die Eier geschädigt worden sind! Die niedere Temperatur allein kann hierfür nicht verantwortlich gemacht werden, denn dann hätte auch in dem anderen Experiment dieselbe Wirkung hervortreten müssen. Nicht minder ist die Erklärung zurückzuweisen, dass das Eimaterial von Haus aus schon krank gewesen sei; denn dagegen spricht, dass die Eier desselben Weibchens ja auch zu den übrigen Temperaturversuchen gedient und sich hier zu normalen Larven entwickelt haben. Die Erklärung wird daher nach meiner Meinung in einer etwas verschiedenen Ausführung der beiden Experimente zu suchen sein.

Bei Versuch A sind die Eier bald nach der Befruchtung in die Gefässe mit kaltem Wasser übertragen worden und zwar so, dass sie zuerst in das Gefäss mit 7°, dann 6° u. s. w. kamen, bis zuletzt eine Portion in das Wasser von 1,5° gebracht wurde. Die Uebertragung der Eiportionen aus dem einen in das nächstfolgende kältere Gefäss wurde aber ziemlich rasch vorgenommen,

so dass in nicht allzu langer Zeit nach der Befruchtung alle Gefässe beschickt waren. Die Eier waren daher schon bald nach der Befruchtung dem Einfluss der extremen Temperatur ausgesetzt.

In dem Versuch B war ich in einer etwas schonenderen Weise bei der Uebertragung der Eier in die kalten Wasserbassins vorgegangen. Da ich auf die schlechte Entwicklung der Eier in der Kälte bei dem am 12. März begonnenen Versuch schon einigermaassen aufmerksam geworden war, brachte ich diesmal das Eimaterial viel später nach der Befruchtung in die Gefässe mit niederer Temperatur. Es kam 2 Stunden nach der Befruchtung in das 9° kalte Wasser und wurde von hier in die noch kälteren Gefässe so langsam von einem zum anderen übertragen, dass bis zur Uebertragung in das kälteste Gefäss von 1,5° noch $1^1/_2$ Stunde verging. Es haben daher in dem Versuche B die Eier nur während der letzten Phasen der zur Zweitheilung führenden Processe unter dem Einfluss der niedrigsten Temperatur gestanden.

Hiernach scheint mir die Erklärung nahe zu liegen, dass in der Versuchsreihe A die Eier, weil sie zu rasch und zu frühzeitig in die Kältegefässe übertragen worden sind, eine Schädigung in ihrer Constitution erlitten haben, welche sich beim weiteren Verlauf der Entwicklung in immer stärkerem Maasse geltend gemacht hat. Bei der zu raschen Uebertragung hat entweder die unvermittelte Einwirkung einer grösseren Temperaturdifferenz schädigend gewirkt, oder es sind die Eier dem Einfluss der Kälte auf einem Entwicklungsstadium ausgesetzt worden, auf welchem sie dagegen empfindlicher sind. Vielleicht haben auch beide Momente zugleich ihren Antheil an der Schädigung.

Dass ohne Vermittelung eintretende, grössere Temperaturdifferenzen Störungen in der Entwicklung hervorrufen, hat auch Kaestner (9) bei seinen Studien am Hühnerei wahrnehmen können. Er bemerkt: „Meine Versuche lehrten mich, dass bei einer directen Uebertragung angebrüteter Eier nach der 18. Bebrütungsstunde aus dem Brütofen in 10° oder 5° der Embryo regelmässig in 1—2 Stunden abstirbt. Um dies zu verhüten, hat man die Eier zunächst zwei Stunden lang in einer Mitteltemperatur (gewöhnliche Zimmertemperatur) abkühlen zu lassen, dann kann man sie, ohne den Embryo zu schädigen, in kühlere Temperatur übertragen."

Aber auch das Entwicklungsstadium selbst, auf welchem sich das Ei zur Zeit befindet, wo es der Temperaturveränderung ausgesetzt wird, scheint mir nicht ohne Einfluss auf den weiteren Verlauf zu sein. Ich habe bei den verschiedenartigen, an dem Froschei ausgeführten Experimenten, welche sich über verschiedene Jahre erstrecken, immer den Eindruck gewonnen, dass es vor, während und in der ersten Zeit nach der Befruchtung gegen Eingriffe empfindlicher ist als auf den nächst anschliessenden oder gar den späteren Stadien. Auch höhere Temperaturen verträgt das Ei, wie mich verschiedene Versuche gelehrt haben, besser zur Zeit, wo die erste Theilung dem Abschluss nahe oder schon abgelaufen ist, als auf den vorausgehenden Vorbereitungsstadien. Ich bringe diese Erscheinung damit in Zusammenhang, dass später Kern und Protoplasma in eine regere Wechselwirkung zu einander getreten sind.

Auch Kaestner ist bei seinen Versuchen zu dem Ergebniss gelangt, dass Hühnereier auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung sich gegen eine Unterbrechung der Bebrütung durch Abkühlung und Herbeiführung von Kälteruhe sehr verschieden verhalten. Er bemerkt: „Nach sechsstündiger Bebrütung liess ich ein Ei 16 Tage lang abkühlen, ohne dass die Möglichkeit der Weiterentwickelung erlosch; eine 12 Stunden bebrütete Keimscheibe blieb 13, eine 18stündige 9 Tage am Leben. Nach 24stündiger Bebrütung dagegen beträgt das Maximum der Kälteruhe nur noch 6 Tage, es vermindert sich dann weiter mit dem höheren Alter des bebrüteten Eies auf 5, auf 3, auf 2 Tage u. s. w.

Die Bemerkungen auf den vorausgegangenen Seiten sind geeignet, einen Widerspruch aufzuklären, welcher zwischen experimentellen Ergebnissen von Oskar Schultze (14) und von mir (6) zu bestehen scheint. Als ich 1894 zu dem Thema des Temperatureinflusses auf die Entwicklung des Froscheies meine ersten Vorversuche machte, hatte ich in den Sitzungsberichten der Berliner Akademie auch das folgende Ergebniss mitgetheilt:

Es wurde eine Partie Eier kurze Zeit, nachdem sie befruchtet worden war, in einen Gefrierapparat gebracht und während 24 Stunden bei einer Wassertemperatur von 0° erhalten. Es zeigte sich keine Theilung bei den Eiern. Der Entwicklungsprocess war in jeder Richtung vollkommen zum Stillstand gebracht, begann aber wieder, als am folgenden Tage die Eier aus

dem Gefrierapparat herausgenommen und bei Zimmertemperatur weiter gezüchtet wurden. Jetzt erst trat normale Zwei-, Viertheilung u. s. w. ein. Eine Schädigung hatten indessen die Eier durch die so lange Zeit durchgeführte Abkühlung auf 0° und durch die so bewirkte Kältestarre und Hemmung des Entwicklungsprocesses doch erlitten. Sie glichen in vieler Beziehung in ihrem Verhalten den Eiern, die über 25° einige Zeit erwärmt worden waren. Bei einem Theil verlief die Entwicklung zwar in normaler Weise, aber erheblich langsamer als bei Eiern, die sich von vornherein in Zimmertemperatur befanden. Bei einem andern Theil war ein grösserer oder kleinerer Bezirk von der vegetativen Hälfte der Dotterkugel dauernd geschädigt, so dass er nicht in Zellen zerlegt werden konnte und von dem gesunden sich weiter entwickelnden Theil allmählich als unbrauchbar aus dem Entwicklungsprocess ausgeschieden werden musste."

In diesem Fall ist nach meinen Angaben die Schädigung noch eine grössere gewesen als in dem oben mitgetheilten Versuch A. Es ist dies aber auch verständlich, wenn man erwägt, dass der Eingriff noch früher und unvermittelter erfolgt ist. Denn wie es heisst, wurden die Eier kurze Zeit nach der Befruchtung in einen Gefrierapparat gebracht. Zu besserer Erläuterung füge ich jetzt noch hinzu, dass die Eier in einem kleinen Becherglas mit Wasser in eine Mischung von Eis mit Salz eingeschlossen wurden. Da die Temperatur in einer frisch bereiteten Eismischung Anfangs noch einige Grad unter 0° beträgt, wird das Wasser im Becherglas sehr rasch bis auf den Nullpunkt, vielleicht vorübergehend auch noch etwas unter denselben abgekühlt worden sein.

Anknüpfend an meine Untersuchungen und gewissermaassen im Gegensatz zu ihnen hat bald darauf Oskar Schultze die unabhängig von ihm angestellte Beobachtung mitgetheilt, dass Froscheier auf dem Gastrulastadium 14 Tage lang auf 0° abgekühlt und in vollkommene Kältestarre versetzt werden können, ohne dadurch den geringsten nachtheiligen Einfluss zu erfahren. Denn wenn sie wieder in Zimmertemperatur gebracht wurden, begannen sie sich zu normalen Embryonen weiter zu entwickeln.

Nach meinen oben gegebenen Auseinandersetzungen sind die von Schultze und mir mitgetheilten Resultate recht gut mit einander zu vereinbaren. Denn eben befruchtete und auf dem

Gastrulastadium stehende Froscheier sind doch wesentlich verschiedenartige Versuchsobjecte und was die letzteren, brauchen nicht die ersteren zu vertragen. Auf der einen Seite haben wir eine mächtige Dottermasse mit einem einzigen winzigen Kern, der unter Umständen noch nicht einmal den Einfluss der Befruchtung erfahren hat; auf der anderen Seite dieselbe Dottermasse, zerlegt in viele kleine selbstständige Lebenseinheiten und durchsetzt von vielen Tausenden von Kernen, die durch die Befruchtung neue Impulse gewonnen haben. So verschieden organisirte Versuchsobjecte reagiren eben nicht in gleicher Weise auf die Einwirkung abnorm niederer Temperaturen.

Wie beim Froschei, habe ich (4) den schädigenden Einfluss von Temperaturen, die um 0° und unter 0° liegen, wenn sie unvermittelt am Beginn der Entwicklung einwirken, auch bei den eben befruchteten Eiern des Seeigels festgestellt, und L. Sala (13) hat Entsprechendes in seinen an Ascaris megalocephala ausgeführten Experimenten gefunden.

Im Uebrigen habe ich auch die Versuche von O. Schultze wiederholt und zwar mit Froscheiern, die sich zum ersten Male getheilt hatten. Ich habe sie in einem kleinen, mit Wasser gefüllten Glasgefäss in einem kalten Raum auf ein grosses Eisstück gestellt, rings mit Eis umgeben und in das Glas selbst einige kleine Eisstückchen zeitweise hineingelegt, so dass die Temperatur nahezu auf den Nullpunkt herabgedrückt war. Die Entwicklung wurde so während der Abkühlung zum Stillstand einige Tage, die der Versuch dauerte, gebracht. Jetzt zeigten die Eier keine Schädigung. Denn wie sie nach einem Tag oder nach mehreren Tagen aus dem kalten Gefäss herausgenommen und in einer mit dem kalten Wasser gefüllten Uhrschaale in das warme Zimmer gestellt wurden, begannen sie sich bald wieder zu theilen und lieferten normale Larven.

So schliesse ich denn diesen Abschnitt mit der Bemerkung: Bei dem Studium der Einwirkungen verschiedener Temperaturen auf das sich entwickelnde Ei ist es für den Ausfall des Experimentes nicht gleichgültig, auf welchem Entwicklungsstadium und unter welchen Bedingungen die Versuche ausgeführt werden. Gleiche Ergebnisse kann man nur erwarten bei gleichem Versuchsmaterial und bei genau den gleichen Versuchsbedingungen. Denn das lebende Ei ist ein sehr empfindliches Reagens.

B. Versuche an Rana esculenta.

Des Vergleichs halber dehnte ich meine Untersuchungen auch auf Rana esculenta aus, deren Laichperiode von Ende Mai bis Ende Juni reicht. Es ergab sich hierbei das interessante Resultat, dass bei dieser Art die obere Temperaturgrenze erheblich höher liegt als bei Rana fusca. Denn während bei dieser das Maximum etwa 24° beträgt, ist es bei Rana esculenta auf 32—33° hinaufgerückt. Es scheint daher bei den beiden Froscharten eine ungleiche Anpassung an die Temperatur eingetreten zu sein, entsprechend den verschiedenen Laichzeiten, die bei R. fusca in den März mit seiner niederen Wassertemperatur und bei R. esculenta in den Juni mit der höheren Wassertemperatur fällt. Es ist zu erwarten, dass bei R. esculenta auch die untere Temperaturgrenze höher liegen wird als bei R. fusca; doch wurde dieses Verhältniss noch nicht ermittelt, da ich einstweilen auf die Untersuchung des Einflusses der Wärmegrade von 1° bis 10° verzichtet habe.

Bekanntlich kommen gerade bei R. esculenta, was bei R. fusca bei weitem nicht in dem Maasse der Fall ist, erhebliche Differenzen in der Grösse sowohl zwischen den Eiern ein und desselben Weibchens, besonders aber zwischen denen verschiedener Individuen vor. Bei einem sind die Eier reichlicher, bei einem anderen spärlicher mit Dottermaterial ausgestattet. Die letzteren sind, wie ich aus verschiedenen Versuchen glaube folgern zu dürfen, noch widerstandsfähiger gegen hohe Temperaturen als die dotterreichen grossen Eier; für sie ist auch nur das Maximum von 32—33° ermittelt worden.

Verschiedenheiten im Ausfall des Versuchs werden auch hervorgerufen, je nachdem die Eier langsamer oder rascher von einem Bassin in das nächst höher temperirte übertragen und je nachdem sie schon längere Zeit oder erst kurz vor Eintritt der ersten Theilung dem Einfluss der maximalen Temperatur unterworfen werden.

Bei Ueberschreitung des Temperaturmaximums werden ähnliche Erscheinungen bei Rana esculenta wie bei R. fusca hervorgerufen. Bei stärkerer Schädigung bleibt der Furchungsprocess eine Zeit lang auf die Umgebung des animalen Poles beschränkt; die unpigmentirte Dottermasse wird nur durch die erste Furche halbirt, dann bleibt sie ungetheilt und verändert in Folge ein-

tretender partieller Gerinnungsprocesse ihre Farbe. Früher oder später sterben darauf auch die animalen Zellen ab.

An der Grenze des Temperaturmaximums machen sich auch hier wieder innerhalb ein und desselben Versuchsmaterials kleine Unterschiede bemerkbar. Während ein Theil der Eier ganz oder mehr oder minder normale Embryonen, die sich ausserordentlich rasch entwickeln, liefert (siehe S. 365), entstehen aus einem anderen Theil verschieden geformte Monstrositäten. Diese werden hauptsächlich dadurch hervorgerufen, dass die etwas geschädigte vegetative Hälfte des Eies in geringerem oder höheren Grade beim Gastrulationsprocess in die Urdarmhöhle nicht mit aufgenommen wird. Es kommen aber hierbei weniger die für Rana fusca so charakteristischen Embryonen mit Spina bifida zu Stande, als Embryonen mit pathologisch verändertem, hinterem Körperende. Bei leichteren Graden der Störung sieht bei den Embryonen, die gestreckt sind und Kopf und Rücken mit den Axenorganen angelegt haben, ein grosser Dotterpfropf aus der weiten, einen grossen Ring bildenden Afteröffnung hervor. Sie entsprechen etwa den Formen, welche ich in meiner Abhandlung „Urmund und Spina bifida" zu einer dritten Gruppe mit der Ueberschrift: partielle Urmundspalte in der Aftergegend, zusammengestellt habe. Eine Abbildung einer solchen Störung bei Rana fusca findet sich daselbst auf Taf. XVI, Fig. 28. Für R. esculenta werde ich in einer nächsten Arbeit, welche über die Versuche mit Centrifugalkraft handelt, mehrere ähnliche Fälle abbilden.

Bei stärkeren Graden der Schädigung hat sich aus dem gesunden Zellenmaterial nur ein vorderes Stück des embryonalen Körpers, der Kopf mit einem angrenzenden Theil des Rumpfes, entweder normal oder auch nur in deformirter Weise entwickeln können, während der geschädigte Rest der Zellen und besonders wieder das Dottermaterial an dem von vorn nach hinten fortschreitenden Entwicklungsprocess nicht mit hat Theil nehmen können. Dem entwickelten Kopfende bleibt daher ziemlich unvermittelt der undifferenzirte Rest des Eies ansitzen. Wir erhalten so als Folge des schädigenden Einflusses der Wärme eine genau entsprechende Missbildung, wie sie Roux bei seinen Anstichversuchen seiner Zeit als Hemiembryo anterior beschrieben und abgebildet hat.

Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Geschwindigkeit der Entwicklung des Eies innerhalb der physiologischen Skala.

A. Rana fusca.

Die Temperaturskala, innerhalb welcher bei Rana fusca die Entwicklung in normaler Weise vor sich geht, reicht von 1° bis 24°; hat also einen sehr erheblichen Umfang. Wie schon ein flüchtiges Studium lehrt, entspricht jedem Temperaturgrad ein genau bestimmtes Tempo des Entwicklungsprocesses: jede Erhöhung der Temperatur um 1 Grad beschleunigt das Tempo um ein bestimmtes Maass bis zu einem Optimum, dessen Ueberschreitung die oben beschriebenen Störungen und weiterhin das Absterben des Eies herbeiführt; umgekehrt setzt jede Verminderung der Temperatur das Tempo der Entwicklung allmählich herab, bis ein Punkt erreicht wird, auf welchem der Entwicklungsprocess ganz zum Stillstand kommt. Dieser Punkt liegt etwa um 0 Grad herum.

Um zu messen, wie viel durch Erhöhung oder Erniedrigung der Temperatur um einzelne Grade der Entwicklungsprocess beschleunigt oder verlangsamt wird, kann man gewissermaassen als Marken besonders charakteristische und gut zu definirende Formzustände des Eies und des Embryo benutzen. Die Zeiten, die bei verschiedenen Temperaturen erforderlich sind, um eine bestimmte Marke im Entwicklungsprocess zu erreichen, liefern uns dann vergleichbare Maasse für die in den einzelnen Fällen geleistete Entwicklungsarbeit. So sind am Anfang der Entwicklung leicht bestimmbare und brauchbare Marken die einzelnen Theilungsstadien; später, wenn die Zellen kleiner werden und daher nicht mehr gut zu zählen sind, sind Merkmale wie der Beginn des Gastrulationsprocesses, das Stadium, wo der Urmund Ringform angenommen hat, das Auftreten der Medullarwülste, der Embryo mit Kopf und Schwanzknospe, das Auftreten der Kiemen, der Kiemendeckelfalte oder des Kiemenlochs etc. gut zu verwerthen. Um das der messenden Bestimmung zu Grunde liegende Stadium besser kenntlich zu machen, kann man es durch Zeichnung fixiren, eventuell auch die Länge des Embryo durch Messung genau feststellen.

Die durch das angegebene Verfahren erhaltenen und unter

einander vergleichbaren Werthe sind rascher und bequemer zu überblicken, wenn man sich der graphischen Methode bedient, welche auch hier grosse Vortheile darbietet. Auf einem in kleine Quadrate getheilten Blatt Papier (s. Tabelle I und II) ziehen wir eine horizontale Linie (Abscisse) und tragen auf ihr die einzelnen Temperaturgrade von 0 bis 24°, von rechts beginnend, wie eine Thermometerskala ein. Auf der Abscisse errichten wir eine verticale Linie, die Ordinate, und theilen sie, von unten beginnend, nach dem Zeitmaass ein, wobei wir für die ersten Theilungsstadien die Stunde, für die weiteren Entwicklungsstadien den Tag als Einheit wählen. Eine übersichtliche Tabelle über die in unseren Versuchen erhaltenen Resultate lässt sich dann leicht in der Weise zusammenstellen, dass man bei den einzelnen Temperaturgraden, die auf der Abscissenlinie angegeben sind, als Ordinaten die Zeiteinheiten einträgt, die zur Erzielung eines wohl charakterisirten Entwicklungsstadiums bei einer bestimmten Temperatur erforderlich sind, zum Beispiel zur Erreichung der ersten oder zweiten oder dritten Theilung, des Gastrulastadiums, eines Embryo von dieser oder jener durch Zeichnung genauer fixirten Form und Grösse.

Wenn wir die Endpunkte der Ordinaten, die für ein einzelnes Entwicklungsstadium und bei verschiedenen Temperaturgraden ermittelt und über der Thermometerskala der Abscissenlinie errichtet sind, unter einander durch eine Linie verbinden, erhalten wir eine Curve, welche uns in dem betreffenden Fall die Abhängigkeit der Entwicklung des Froscheies von der Temperatur veranschaulicht. Hierbei lassen sich die für die verschiedenen Temperaturen ermittelten, durch die Länge der Ordinaten ausgedrückten Werthe unter einander vergleichen und aneinander messen. Denn wir können wohl annehmen, dass das Quantum der Arbeit, welches im Entwicklungsprocess zur Erreichung eines bestimmten Bildungsstadiums geleistet werden muss, das gleiche ist, ob die Temperatur 10 oder 15 oder 20 Grad dabei beträgt. Nur wird die gleiche Arbeit je nach der Temperatur in verschiedenen Zeiten geleistet. Wenn bei Temperatur x das Entwicklungsstadium a in einem Tag, bei Temperatur y

dagegen in 3 Tagen erreicht wird, so ist in letzterem Fall die in der Zeiteinheit geleistete Arbeit nur $^1/_3$ so gross als bei Temperatur x.

Auf ein und dieselbe Tabelle kann man ferner die für verschiedene, aufeinander folgende Entwicklungsstadien ermittelten Temperaturcurven eintragen, sie mit einander vergleichen und durch einen Blick auf die verschiedenen Curven und Zahlenwerthe sich ein anschauliches Bild davon verschaffen, wie sich ein grösserer Abschnitt des Entwicklungsprocesses bei verschiedenen Temperaturgraden gestaltet.

Mein erstes Studium galt dem Ablauf des Furchungsprocesses, der Zerlegung des Eies in 2, in 4 und 8 Zellen bei verschiedenen Temperaturen. Die hierfür erhaltenen Curven sind auf eine besondere Tabelle (Nr. I) eingetragen, da hier als Zeitmaass die Stunde benutzt werden musste. Die Bestimmungen, bei welchen die Herren Dr. Krause und Jablonowski mich freundlichst unterstützten, wurden zwei Mal ausgeführt, in einem am 12. März und in einem zweiten am 21. März vorgenommenen Experiment.

Bei dem grossen und dotterreichen Froschei nimmt bei den 2 ersten Theilstadien die vollkommene Durchtrennung eine ziemlich lange Zeit für sich in Anspruch; die Furchen werden am animalen Pol sehr viel früher sichtbar, als sie am vegetativen Pol durchschneiden. So kann die zweite Theilung schon wieder beginnen, noch ehe die erste ihren Abschluss gefunden hat, und ebenso die dritte noch vor Beendigung der zweiten. Daher schien es mir richtiger, bei den ersten beiden Theilungen als Marke nicht das Ende der Durchtrennung, sondern den Beginn der Theilung zu wählen, nämlich den Moment, wo der sogenannte Faltenkranz am animalen Pol gut ausgeprägt zu sehen war. Zu dem Zwecke mussten öfters einige Eier aus dem Bassin herausgenommen, auf einen Objectträger gebracht, mit einem zweiten mit entsprechend dicken Schutzleisten versehenen Objectträger bedeckt und unter dem Mikroskop mit schwachem Objectiv oder mit einer starken Lupe bei auffallendem Licht und guter Beleuchtung untersucht werden. Die dritte Theilung verläuft äusserlich rascher, da die kleinen animalen Zellen von der Dottermasse durch eine Ringfurche bald allseitig abgegrenzt sind. In diesem Fall diente die Ausbildung der Ringfurche zur Abgrenzung.

Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass man bei Ausführung dieser Bestimmungen nur annähernd vergleichbare Werthe erhält, da sich den Eiern nicht so genau ansehen lässt, ob das eine genau auf derselben Phase des Theilprocesses wie das andere steht.

Gehen wir nach diesen Vorbemerkungen zum Studium der Tabelle Nr. I über. Auf ihr sind die Ergebnisse des einen Experimentes (A) mit schwarzen, diejenigen des zweiten (B) mit rothen Curven eingetragen.

Die für die erste Theilung erhaltenen Werthe geben uns die Curven A^1 und B^1; für die zweite Theilung die Curven A^2 und B^2, für die dritte Theilung die Curven A^3 und B^3.

Als erstes Ergebniss lehren die gewonnenen Curven, dass innerhalb der Temperaturskala von 24 bis zu 15° mit Abnahme der Wärme die Theilungsgeschwindigkeit gleichfalls allmählich abnimmt. In der Versuchsreihe A begann bei den Eiern, die sich bei 24° entwickelten, die erste Theilung nach 2 Stunden 10 Minuten, die zweite Theilung nach 2 Stunden 40 Minuten und die dritte Theilung nach 3 Stunden 25 Minuten an aufzutreten. In diesen wie in allen späteren Angaben ist die Zeit immer von der Vornahme der Befruchtung an gerechnet. Bei einer Temperatur von 15° dagegen zeigten die Eier den Faltenkranz der ersten Theilung erst nach 3 Stunden; sie schickten sich zur zweiten Theilung nach 4 Stunden 10 Minuten und zur dritten Theilung nach 5 Stunden 35 Minuten an. Hier ist also im Vergleich zu den bei 24° erhaltenen Werthen die erste Theilung um 50, die zweite um 90 und die dritte um 130 Minuten später als die ihr entsprechende Theilung bei der höheren Temperatur eingetreten.

In beträchtlich rascherem Tempo nimmt die Geschwindigkeit des Entwickelungsprocesses innerhalb der niederen Temperaturen von 7° bis 2° ab. Denn bei 5° wird die erste Furche nach 9 Stunden 15 Minuten, die zweite nach 14 Stunden 50 Minuten und die dritte nach 18 Stunden 25 Minuten bemerkbar.

Bei 3° ist der Process noch in viel erheblicherem Maasse verlangsamt. Denn wir erhalten für die erste, zweite und dritte Theilung die Werthe: 12 Stunden — 18 Stunden 15 Minuten — 26 Stunden. Bei 3° haben also in der vorliegenden Versuchsreihe die mit der Befruchtung und ersten Theilung zusammen-

hängenden Processe 5 Mal so viel Zeit in Anspruch genommen als bei 24°, dort 12, hier 2 Stunden 10 Minuten. Die Entwicklung bis zur dritten Theilung hat sogar mehr als das siebenfache der Zeit gedauert, dort 26, hier 3 Stunden 25 Minuten. Wir sehen daher in unserer Tabelle die Curven, je mehr wir uns dem 0-Punkt der Temperatur nähern, um so mehr steil aufsteigen und aus der mehr horizontalen in eine mehr verticale Richtung umbiegen.

Eine weitere Eigenthümlichkeit der für die einzelnen Theilstadien gewonnenen und unter einander in die Tabelle eingetragenen Curven besteht darin, dass sie von der Maximaltemperatur (24°) an, wo sie dicht zusammenliegen, nach dem Nullpunkt der Temperatur zu von einander allmählich divergiren und zwar um so stärker, je mehr wir uns dem Nullpunkt nähern.

Von den Zahlenwerthen, welche im ersten Versuch für die Entwicklung bei niederen Temperaturen ermittelt wurden, weichen die beim zweiten Versuch B erhaltenen und durch die rothen Curven graphisch dargestellten Werthe nicht unerheblich ab. Denn bei 5° erhalten wir für die 3 ersten Theilungen die Werthe:

4 Stunden 25 M. — 7 St. 45 M. — 12 St. 30 M.

und bei 3° die Werthe:

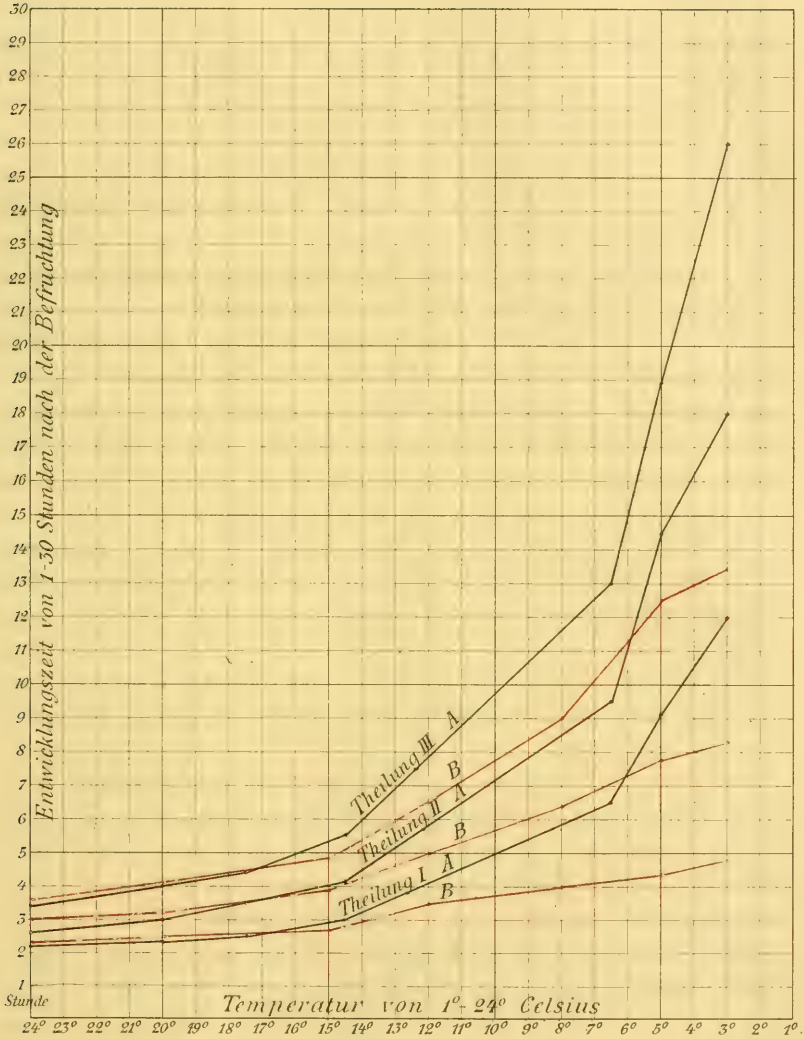
4 Stunden 45 M. — 8 St. 10 M. — 13 St. 20 M.

Beim Versuch A dagegen wurden bei 3° die Zahlen 12 — 18 26 Stunden für die 3 Theilungen ermittelt. Die rothen Curven steigen daher in der Nähe des Nullpunktes viel weniger steil an als die schwarzen.

Die sehr auffällige Differenz kann nur mit der Verschiedenheit der Versuchsbedingungen zusammenhängen, auf welche ich Seite 351 schon näher eingegangen war. Auch hier scheint mir die grössere Verlangsamung des Furchungsprocesses in dem Versuch A seine einfachste Erklärung in der schon oben gemachten Annahme zu finden, dass durch das eingeschlagene Verfahren die Eier in ihrer normalen Beschaffenheit offenbar eine Aenderung erfahren haben, wodurch das Resultat des Versuchs beeinflusst worden ist.

Ueberhaupt sind die Froscheier, was ich an dieser Stelle noch besonders hervorheben will, in Anbetracht mehrerer nicht ganz zu vermeidender Fehlerquellen gerade nicht das am meisten geeignete Material zum Studium des Furchungsprocesses unter

Tabelle I.



Entwicklungszeit von 1-30 Stunden nach der Befruchtung
Stunde
Temperatur von 1°-24° Celsius
Theilung III A
B
Theilung II A
B
Theilung I A
B

dem Einfluss verschiedener Temperaturen, wenn man möglichst exacte Werthe erhalten will. Es hängt dies mit ihrer Grösse und mit ihrem Dotterreichthum zusammen. In Folge dessen verlaufen die ersten Processe, die Befruchtung, die erste und die zweite Durchtheilung der Eikugel sehr langsam und geben von Anfang an zu kleinen Verschiedenheiten Veranlassung. So ist es bei einer grösseren Menge von Froscheiern wohl kaum zu erreichen, dass die Befruchtung bei allen à tempo erfolgt. Schon um das in den 2 Uteri eines Weibchens enthaltene Eimaterial in Uhrschälchen mit Samenflüssigkeit nach der bekannten Methode zu übertragen, sind 10—15 Minuten erforderlich, so dass der erste Theil der Eier 10—15 Minuten früher als der letzte mit dem Samen in Berührung kommt. Weitere kleine Unterschiede werden dadurch hervorgerufen werden, dass die Samenfäden die dicken Gallerthüllen nicht bei allen Eiern in derselben Zeit durchsetzen und dass ihre Kerne im Dotter den grossen Weg bis zur Erreichung des Eikerns nicht gleichzeitig zurücklegen werden. Man hat daher von Haus aus es nicht mit einem homogenen Material zu thun.

Dazu kommt die Schwierigkeit nach demselben Maassstab den Zeitpunkt zu bestimmen, auf welchen man in jedem einzelnen Fall den Beginn der ersten, der zweiten und dritten Furche verlegen will. Denn jede Furche tritt zuerst kaum wahrnehmbar auf und wird allmählich deutlicher, was namentlich bei niederen Temperaturen sehr langsam vor sich geht. Von einer wirklich exacten Bestimmung kann daher der ganzen Natur des Objectes nach keine Rede sein.

Die Fehlerquellen werden ferner noch dadurch vergrössert, dass man sich kein Durchschnittsurtheil durch Untersuchung aller dem Versuch dienenden Eier bilden kann, da man sich begnügen muss, jedesmal einzelne Eier aus dem Bassin herauszunehmen und unter dem Mikroskop oder mit der Lupe zu bestimmen, ob eine Furche in Entwicklung begriffen ist. So läuft man Gefahr auch einmal nach Eiern, die entweder hinter dem Durchschnitt in der Entwickelung etwas zurückgeblieben oder ihm vorausgeeilt sind, Bestimmungen zu treffen.

Neue Schwierigkeiten hängen damit zusammen, dass die dotterreichen Eier in die Gefässe mit extrem hohen oder niederen Temperaturen sehr vorsichtig und allmählich übertragen werden

müssen, wenn sie keine dauernde Schädigung in ihrer Constitution davon tragen sollen. Geschieht dies bei jedem einzelnen Versuch nicht genau in derselben Weise, so werden neue Unterschiede im Ausfall der Versuchsergebnisse hervorgerufen. Zu alledem treten nun auch noch die Schwierigkeiten hinzu, wirklich constante Temperaturen in den einzelnen Wasserbassins für längere Zeiten zu erhalten.

Die in den 2 Versuchen gewonnenen und in der Tabelle graphisch dargestellten Werthe können daher auch nur als annähernd richtig bezeichnet werden. Auch kann man den Curven schon ansehen, dass bei einzelnen Bestimmungen kleine Fehler mit untergelaufen sind, da sie eine gleichmässige Zunahme der Krümmung darbieten sollten.

Wenn ich nun auch nicht sagen will, dass man nicht unter Beobachtung aller Cautelen beim Froschei zu genaueren Ergebnissen als in dieser Arbeit gelangen könnte, so steht andererseits für mich doch ausser Frage, dass im Allgemeinen zur Ausführung genauerer Messungen kleine, dotterarme, durchsichtige Eier unstreitig viel geeignetere Objecte sind als die dotterreichen und grossen Eier des Frosches. Besondere Vorzüge scheinen mir namentlich die Eier der Seeigel auch für die Untersuchung dieser Fragen darzubieten. Da sie im unbefruchteten Zustand einige Stunden lang im Seewasser verweilen können, ohne Schaden zu leiden, so können sie schon vor der Befruchtung allmählich in die Gefässe mit verschiedenen Wassertemperaturen vertheilt werden. Sie können ferner fast à tempo befruchtet werden, wenn man sich zuvor dünne Samenlösungen in Wasser von verschiedenen Temperaturen anfertigt und in die einzelnen Gefässe mit den Eiern giesst und vermischt, was sich in einigen Minuten ausführen lässt. Das Untersuchungsmaterial ist daher von Anfang an in viel höherem Grade ein homogenes, an welchem sich der Einfluss ungleicher Temperaturen in viel exacterer Weise wird prüfen lassen.

Ferner kann man bei den kleinen Eiern die einzelnen Theilstadien gut gegen einander abgrenzen, da die Durchschnürung in wenigen Minuten vor sich geht und leicht zu beobachten ist. Nimmt man den Moment, wo die Durchschnürung gerade im Gange ist, die Zelle sich in die Länge streckt und die Form einer Sanduhr annimmt, bei jeder Theilung als Marke an, so

können die einzelnen Abschätzungen nur um Minuten differiren. Ferner kann man durch gleichzeitige Beobachtung einer grösseren Anzahl der kleinen Eier unter dem Mikroskop einen Durchschnittswerth sich bilden und auch dadurch die Ermittelung zu einer fehlerfreieren machen. Ich behalte mir vor, bei sich darbietender Gelegenheit auch an diesem Material die Frage nach dem Einfluss der Temperatur auf den Furchungsprocess noch genauer zu untersuchen.

Das eben von dem Furchungsprocess Gesagte lässt sich auf die übrige Embryonalentwicklung beim Froschei nicht ausdehnen. Im Gegentheil bietet hier das Froschei als Untersuchungsobject für den Einfluss verschiedener Temperaturen grosse Vorzüge dar. Als ein solcher ist zu nennen seine Eigenschaft, dass es sich bei sehr verschiedenen Temperaturen in normaler Weise weiter entwickelt, was in diesem Maasse bei den meisten Wirbelthierklassen nicht der Fall ist. Zweitens durchläuft es während der Entwicklung zahlreiche Stadien, die zur scharfen Characterisirung genügend äussere Merkmale darbieten, besonders wenn man sie durch Zeichnung fixirt. Drittens kommen die kleinen Differenzen, die beim Anfang der Entwicklung als störend empfunden wurden, als Fehlerquellen bei der weiteren Entwicklung weniger in Betracht, da es sich jetzt um längere Zeiträume handelt. Meine weitere Aufgabe war daher:

Den Einfluss verschiedener Temperaturen auf den Verlauf der Embryonalentwicklung während eines längeren Zeitraumes zu untersuchen.

Auch hier habe ich die gewonnenen Ergebnisse auf einer zweiten Tabelle, in welcher auf der Ordinate die Tage als Zeitmaass eingetragen sind, graphisch dargestellt. Es sind in den 9 Curven die Zeiten, innerhalb welcher 9 verschiedene Entwicklungsstadien bei verschiedenen Temperaturen vom Froschei erreicht wurden, genauer ermittelt und aufgezeichnet worden.

Die 9 Stadien, für welche die mit den Zahlen 1—9 bezeichneten Curven ermittelt wurden, sind folgende:

1. Gastrula mit weitem, eben erst zum Ring geschlossenen Urmund (Curve f. Stadium I, Taf. XV, Fig. 9).

2. Anlage der Medullarplatte zur Zeit, wo ihre Ränder sich zu den Medullarwülsten erheben und eine breite Rinne zwischen sich fassen (Curve f. Stadium II, Taf. XV, Fig. 10).

3. Embryo mit kürzlich geschlossenem Medullarrohr, mit deutlich markirtem Kopfende, an welchem die Haftnäpfe angelegt sind (Curve f. Stadium III, Taf. XV, Fig. 2).

4. Mehr in die Länge gestreckter Embryo, mit deutlich ausgeprägtem Schwanzende, das sich vom Rumpf als besonderer Fortsatz abhebt, ohne Anlage von Kiemen (Curve f. Stadium IV, Taf. XV, Fig. 11 u. 15).

5. Embryo von 5 mm Länge mit kleinen Kiemenhöckern am Kopfende und verlängertem und verbreitertem Schwanzende (Curve f. Stadium V, Taf. XV, Fig. 3).

6. Embryo von 7,5 mm Länge mit gut entwickelten Kiemenbüscheln und 3,5 mm langem Ruderschwanz, an welchem sich von den Axenorganen ein dünner durchsichtiger Flossensaum deutlich abgegrenzt hat (Curve f. Stadium VI, Taf. XV, Fig. 4).

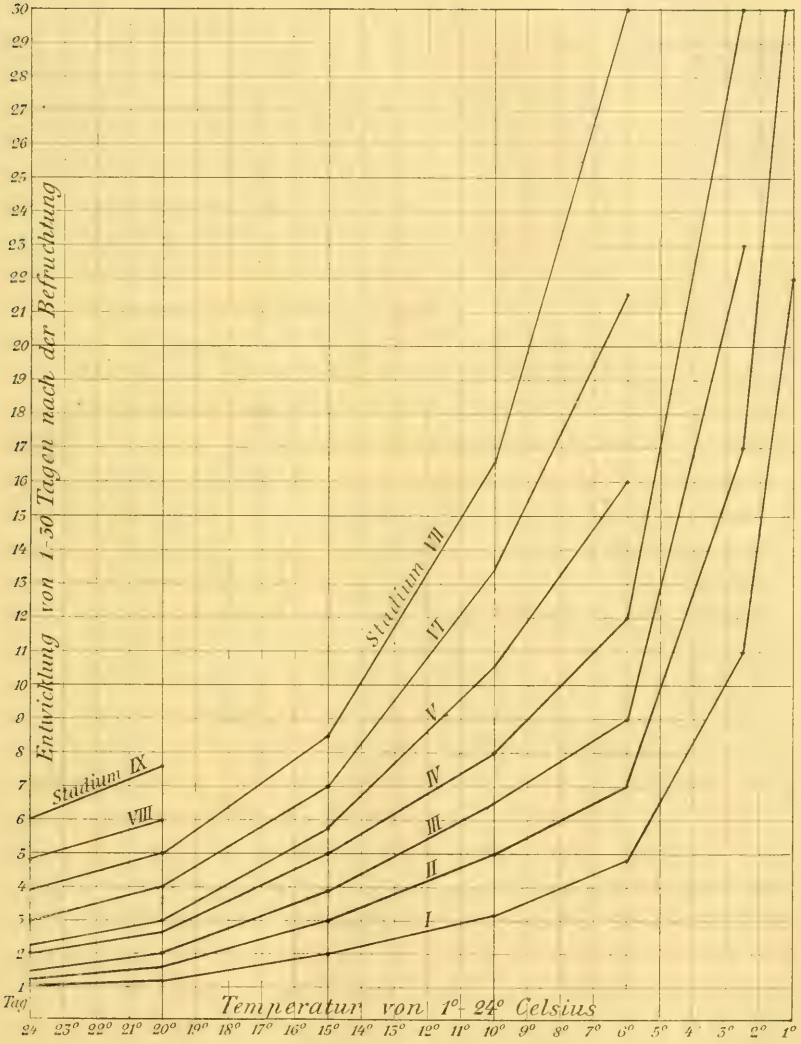
7. Embryo von 9 mm Länge, bei welchem sich in der Halsgegend oberhalb der gut entwickelten, noch freiliegenden Kiemenbüschel eine quere Hautfalte als erste Anlage des Kiemendeckels bemerkbar macht, mit 5 mm langem Schwanz und verbreitertem Flossensaum (Curve f. Stadium VII, Taf. XV, Fig. 5).

8. Embryo von 11 mm Länge, bei welchem die Kiemendeckelfalte auf der rechten Seite vollständig über das Kiemenbüschel herübergewachsen ist und linkerseits nur die Enden der Kiemenfäden noch unbedeckt lässt, ferner Papillen in der Umgebung der Mundöffnung entstanden sind und die Haftscheiben die ersten Anzeichen beginnender Rückbildung darbieten (Curve f. Stadium VIII, Taf. XV, Fig. 6).

9. Embryo von $11\,^1/_2$ mm Länge, welcher schon Form und Aussehen einer kleinen Kaulquappe darbietet, mit erster Anlage der hinteren Extremitäten, welche als kleine Höcker auftreten; mit kleinem linksseitigem Athemloch, mit fast ganz rückgebildeten Haftscheiben etc. (Curve f. Stadium IX, Fig. 7). —

Bei der Darstellung der Ergebnisse beginne ich mit der Entwicklung der Eier, die bei einer Wassertemperatur von etwa 20° vor sich geht. Sie kann uns am besten als Grundlage für die Vergleichung mit der Entwicklung bei anderen Temperaturen dienen, weil ich in Intervallen von 24 Stunden täglich Zeichnungen von den Veränderungen angefertigt habe, welche die Eier bei 20° darboten. So wurde die auf Taf. XV in den Figg. 1—7 dargestellte Serie von Formzuständen erhalten. Auf der Tabelle

Tabelle II.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

II sind die Ergebnisse eingetragen auf der über der Zahl 20 der Abscissenlinie errichteten Ordinate.

Schon in der zweiten Hälfte des ersten Tages wird bei einer Brutwärme von 20° das Stadium der kleinzelligen Morula erreicht (Taf. XV, Fig. 8). Nach 24 Stunden (Fig. 1) ist die Gastrulation in vollem Gange. Man trifft einen hufeisenförmigen Urmund an, der sich 1 bis 2 Stunden später bereits zu einem Ring geschlossen hat. Wieder nach 24 Stunden (Fig. 2) hat sich das Ei, nachdem schon einige Zeit zuvor die Bildung von Nervenrohr, Chorda, mittlerem Keimblatt vollendet ist, etwas in die Länge gestreckt und zeigt das Kopfende, an welchem die Haftnäpfe angelegt sind, deutlich abgesetzt.

Nach Ablauf von 3 Tagen (Fig. 3) hat sich der Embryo beträchtlich gestreckt und die Länge von 5 mm erreicht. Die Zunahme ist zum grossen Theil durch die mittlerweile erfolgte Entwicklung des Schwanzes mit hervorgerufen, der 1,5 mm lang ist und die erste Andeutung eines sich entwickelnden Flossensaumes erkennen lässt. Auch werden schon schwache zuckende Bewegungen ausgeführt.

Zu beiden Seiten des Halses sind mehrere kleine Höcker als erste Andeutung der Kiemen sichtbar geworden.

Wieder einen Tag später ist die Larve (Fig. 4) ausgeschlüpft; sie ist von 5 mm auf 7,5 mm Länge herangewachsen; der 3,5 mm lange Schwanz ist rings von einem breiten, durchsichtigen Flossensaume umschlossen. Die Kiemenhöckerchen sind zu einem ansehnlichen verzweigten Kiemenbüschel herangewachsen. Mit Beginn des sechsten Tages hat die schon flink herumschwimmende Larve (Fig. 5) die stattliche Länge von 9—9,3 mm, der Schwanz die Länge von 5 mm erreicht. Um die Mundöffnung bildet sich in charakteristischer Weise der Lippenwulst aus. Der Kiemendeckel beginnt sich anzulegen und ist schon als Falte, die bis zum Ansatz des Kiemenbüschels herabreicht, deutlich ausgeprägt.

Nach Ablauf des sechsten Tages (Fig. 6) sind, abgesehen von einer weiteren Zunahme der Länge, die jetzt 11 mm beträgt und besonders durch die Zunahme des Schwanzes bedingt ist, sehr auffällige Umwandlungen am Kopf eingetreten, wodurch er ein ganz verändertes Aussehen erhalten hat. Die Kiemendeckelfalten sind über die beiden Kiemenbüschel so weit herüberge-

wachsen, dass sie nur noch auf der linken Seite die Spitzen der Kiemen ein wenig unter dem Faltenrand hervorsehen lassen. Ferner sind die Haftnäpfe in Rückbildung begriffen, haben die eigenthümliche Hufeisenform verloren und sehen jetzt wie vorstehende Warzen aus. Um die Mundöffnung herum sind an den Lippenrändern zahlreiche kleine Papillen entstanden.

Nach einem weiteren Intervall von 48 Stunden, am Anfang des neunten Tages, ist die Larve (Fig. 7) 11 $^1/_2$ mm lang. Die aus den sich rückbildenden Haftnäpfen entstehenden Warzen des vorausgegangenen Stadiums haben sich stark abgeflacht, so dass sie undeutlicher geworden sind. Die Kiemendeckelfalten haben die Kiemen vollständig zugedeckt und sind ausserdem mit der Rumpfwand verschmolzen bis auf ein kleines, auf der linken Seite erhaltenes Athemloch, das mit seinem Rand ein wenig über die Hautoberfläche hervorsteht. In Folge dessen und da auch das Gallertgewebe unter der Epidermis stark zugenommen hat, bilden jetzt Kopf und Rumpf zusammen, wie es für die Kaulquappe eigenthümlich ist, einen dicken, ovalen, ungegliederten Körper, von welchem sich nur der mit breitem Flossensaum versehene, 7 mm lange Ruderschwanz scharf absetzt. Durch die durchsichtig gewordene Bauchdecke sieht man das in Spiralwindungen zusammengelegte Darmrohr deutlich durchschimmern. An dem Ansatz des Schwanzes an den Rumpf tritt jederseits ein kleines Höckerchen als erste Anlage des hinteren Extremitätenpaares auf.

Wenn wir hiermit die Entwicklungszustände bei höherer und bei niederer Temperatur vergleichen, so treten uns sehr erhebliche Unterschiede entgegen.

Bei den höheren Temperaturen bis 24° verläuft die Entwicklung noch in einem etwas beschleunigteren Tempo als bei 20° (vergleiche Tabelle II). Denn während bei letzterer Temperatur der Urmund nach 24 Stunden die Form des Hufeisens (Fig. 1) zeigt, hat er sich bei 24° schon zu einem Ring (Fig. 9) geschlossen (Curve 1). Die kleinen Differenzen in der Geschwindigkeit des Wachsthums haben sich am Ende des dritten Tages schon so summirt, dass die bei 24° entwickelten Eier (Curve VI, Taf. XV, Fig. 4) vor den bei 20° entwickelten (Fig. 3) einen Vorsprung von einem ganzen Tag gewonnen haben und sich daher schon in so auffälliger Weise von einander unterscheiden wie die in den Figuren 4 und 3 dargestellten Larven.

Besonders auffallend aber werden die Unterschiede, wenn wir die Entwicklung der Froscheier bei den Temperaturen unter 20° bis zu 0° herab verfolgen.

Bei etwa 15° ist das Ei nach 24 Stunden noch eine Keimblase (Taf. XV, Fig. 8), nach 48 Stunden ist es nur wenig weiter entwickelt, als das bei 20° gezüchtete Ei nach 24 Stunden (Curve 1, Fig. 9). Während ferner dieses bei Beginn des 3. Tages (Fig. 3) den Kopf mit Haftnäpfen und hervorsprossenden Kiemen sowie einen ziemlich langen Schwanz besitzt, beginnt jenes erst die Medullarplatte mit den Medullarwülsten zu entwickeln (Curve II, Fig. 10). Am Ende des 4. Tages ist es nur sehr wenig weiter entwickelt als das bei 20° gezüchtete Ei (Fig. 2) am Ende des 2. Tages (Curve III). Es hat also das Ziel, das dieses in 2 Tagen, erst in 4 Tagen erreicht. Am Ende des siebenten Tages steht es genau auf dem Stadium, wie das bei 20° gezüchtete Ei am Ende des 4. Tages; es ist daher jetzt schon 3 Tage hinter ihm zurückgeblieben (Fig. 4). In der gleichen Progression wird zwischen beiden im weiteren Gange der Entwicklung der Abstand ein immer grösserer.

Dasselbe Verhältniss wie hier wiederholt sich, wenn wir die Entwicklung von 2 Portionen Eier, die bei 15° und bei 10° vor sich geht, mit einander vergleichen. Zwischen beiden bildet sich in ähnlicher Weise ein immer grösser werdender Abstand heraus. Am Ende des zweiten Tages ist an einer kleinen schwarzen Rinne das erste Anzeichen wahrzunehmen, dass die Gastrulation beginnt (Taf. XV, Fig. 12); sie schreitet so langsam vorwärts, dass erst 24 Stunden später ein noch sehr weiter ringförmiger Blastoporus zu sehen ist (Fig. 9). Das Ei ist also in seiner Entwicklung (vgl. Tabelle II Curve I) um 1 Tag hinter dem bei 15° gezüchteten und um 2 Tage hinter dem bei 20° gezüchteten zurück. Das Stadium, das letzteres in 1 Tage, hat es erst in 3 Tagen erreicht. Nach Ablauf von 5 Tagen erheben sich erst die Medullarwülste über die Eioberfläche, während sie bei 15° Wassertemperatur (Fig. 10) schon nach 3 Tagen in derselben Deutlichkeit zu sehen waren (siehe Curve II). Der Abstand in der Entwicklung ist somit bereits auf 2 Tage angewachsen. Um einen weiteren Tag hat er sich dann nach achttägiger Entwicklung vergrössert. Denn am Beginn des neunten Tages (siehe Curve IV) zeigt uns die Larve dasselbe Aussehen wie das bei 15° gezüchtete Ei (Fig. 11)

am Beginn des sechsten. Wenn auf diesem Stadium die Entwicklung bei 10° mit der bei 20° verglichen wird (Curve IV), so ergiebt sich bereits ein Abstand von etwa $5^1/_2$ Tag. Das Stadium, das bei 20° das Ei in $2^1/_2$ Tag, erreicht es bei 10° erst in 8 Tagen.

Eine ganz gewaltige Verlangsamung erfährt die Entwicklung, je mehr wir uns dem Nullpunkt nähern.

Bei einer Temperatur von $2^1/_2$—3° beginnt die Gastrulation erst nach Ablauf von 8 Tagen (Fig. 12) (bei 10° nach 2 Tagen), und sie spielt sich so langsam ab, dass 3 Tage später sich der Urmund erst zum Ring geschlossen hat (Fig. 9, Curve I der Tabelle II). Uebrigens treten bei so hochgradig verlangsamter Entwicklung zwischen den einzelnen in demselben Bassin befindlichen Eiern nicht unerhebliche Verschiedenheiten hervor. Während die Mehrheit einen weiten, ringförmigen Blastoporus zeigt, sieht man bei anderen Eiern noch die Form des Hufeisens (Fig. 1) und wieder bei anderen den Blastoporus schon zu einem engen Ring verkleinert. Man kann hieraus schliessen, dass auf manche Eier die ganz niederen Temperaturen in der Nähe des Nullpunktes doch einen langsam schädigenden Einfluss ausüben.

Bei $2^1/_2$ bis 3° Wassertemperatur wird also erst in 11(—12) Tagen ein Stadium erreicht, das bei 24° nach 1 Tag, bei 15° nach etwa 2 Tagen und bei 10° nach etwa 3 Tagen entwickelt ist (siehe Curve I der Tabelle II). 4 Tage später ist der Blastoporus nur noch als kleiner Punkt zu sehen und es beginnt sich jetzt die Anlage der Medullarplatte ein wenig von der Oberfläche des Eies abzugrenzen (Fig. 13). Das Ei ist bereits 16 Tage alt. Ehe die Medullarwülste so deutlich wie in der Fig. 10 ausgeprägt sind, geht gewiss noch 1 Tag hin. Daraus ergibt sich, dass erst nach etwa 17 Tagen bei einer Temperatur von $2^1/_2$—3° das Stadium (siehe Curve II der Tabelle II) erreicht wird, welches wir bei 10° nach 5 und bei 15° nach 3 Tagen beobachtet haben. Im Vergleich zu letzterem Fall ist die 6fache Zeit erforderlich gewesen.

Nach 29—30 Tagen ist endlich bei $2^1/_2$—3° das Ei so weit entwickelt, dass der Kopf mit den Saugnäpfen deutlich zu unterscheiden ist und am hinteren Ende sich der Schwanz als kleiner dorsalwärts gerichteter Höcker absetzt (Fig. 15). Es ist jetzt so weit ausgebildet wie ein Ei bei 20° Bruttemperatur nach $2^1/_2$,

oder bei 15° nach 5 Tagen, oder bei 10° in 8 Tagen (siehe Curve IV Tabelle II). Es hat also 12 mal oder 6 mal oder fast 4 mal so viel Zeit als unter den anderen Temperatur-Bedingungen gebraucht.

Eine weitere Abnahme der Temperatur um 1—2° hat eine noch viel beträchtlichere Verlangsamung der Entwicklung zur Folge. Denn auf dem Gastrulastadium, welches das bei $2^1/_2$—3° gezüchtete Ei am 11. Tag erreicht hat, fand ich in dem kältesten Gefäss, dessen Wasser etwa 1—$1^1/_2$° über 0 zeigte, einzelne Eier erst nach 22 Tagen (siehe Curve I der Tabelle II). Das in Fig. 13 abgebildete, bei $2^1/_2$—3° nach 16 Tagen eintretende Stadium wurde bei 1—$1^1/_2$° nach 29 Tagen beobachtet.

Schliesslich mache ich noch auf einen Vergleich aufmerksam, welcher uns lehrt, was für gewaltige Verschiedenheiten in der Entwicklung durch grosse Temperaturdifferenzen bedingt werden. Wenn bei $2^1/_2$—3° das Froschei sich am 8. Tag noch auf dem Blastulastadium befindet und erst am Schluss desselben sich zur Gastrulation anschickt (Fig. 8), die dann noch mehr als 4 Tage in Anspruch nimmt, hat sich bei 20° Temperatur aus dem Ei schon eine flink herumschwimmende Kaulquappe entwickelt, bei welcher die hinteren Extremitäten als kleine Höckerchen hervorzusprossen beginnen (Fig. 7).

Zum Schluss noch ein paar Worte zu der Tabelle II, in welcher das Gesammtergebniss der Untersuchung über den Einfluss, welchen die Temperatur auf die Entwicklung des Eies von Rana fusca ausübt, übersichtlich nach der graphischen Methode dargestellt ist. Man sieht 9 verschiedene Curven, welche bei 24° dicht übereinander beginnen, sich nach rechts zu, wo wir uns allmählich dem Nullpunkt der Temperatur nähern, über die Horizontale zuerst langsam erheben, dann einen immer schrägeren Verlauf nach oben einschlagen, bis sie schliesslich ganz steil ansteigen. Dabei divergiren die über einander gelegenen Curven von einander. Nur ein Theil der Curven ist von links nach rechts ganz durchgeführt, von andern nur eine Strecke, da keine Bestimmungen für die fehlenden Strecken gemacht wurden. Die erste Curve bezieht sich auf das Stadium, wo sich der hufeisenförmige Urmund zum Ring geschlossen hat. Sie lehrt uns, dass dieses Stadium bei einer Temperatur von 24° schon nach 1 Tag, bei 20° nach 1 Tag und einigen Stunden, bei 15° nach 2 Tagen, bei 10° nach

3 Tagen und einigen Stunden, bei 6° nach nicht ganz 5 Stunden, bei 3° erst nach 11 Tagen und bei 1° sogar erst nach 22 Tagen erreicht wird.

Die dritte ganz durchgeführte Curve gibt die Werthe für das in Figur 2 abgebildete Stadium. Es tritt ein bei 24° nach etwas weniger als 2 Tagen, bei 20° in genau 2 Tagen, bei 15° in 4 Tagen, bei 10° in etwas mehr als 6 Tagen, (schätzungsweise) bei 3° in etwas mehr als 23 Tagen (Fig. 14.)

Der Abstand zwischen der ersten und dritten Curve vergrössert sich also in folgender Proportion; bei 24° beträgt er etwas weniger als 1 Tag, bei 20° 1 Tag, bei 15° nahezu 2 Tage, bei 10° etwas mehr als 3 Tage und endlich bei 3° 12 Tage.

In derselben Weise kann man auf der Tabelle die für die andern Entwicklungsstadien ermittelten Werthe an den übrigen Curven ablesen und durch Vergleich der einzelnen divergirenden Curven unter einander die Zunahme ihrer Abstände feststellen.

B. Rana esculenta.

Auch bei Rana esculenta wurde der Einfluss verschiedener Temperaturgrade auf die Geschwindigkeit der Entwicklung des Eies innerhalb der physiologischen Skala untersucht. Aus einer grösseren Zahl von Experimenten theile ich die Ergebnisse eines Versuches mit, der am 30. Mai begonnen wurde mit den Eiern eines Weibchens, die auffallend klein waren. Die Eier wurden um 9 Uhr 15 M. befruchtet und von 10 Uhr 30 M. an sehr allmählich auf die einzelnen Gefässe in der früher angegebenen Weise vertheilt.

Eine Temperatur von $32^1/_2$—33° wurde noch ohne Schaden vertragen, so dass in diesem Gefäss sich die Entwicklung mit wenigen Ausnahmen in ganz normaler Weise und in der kürzesten Zeit vollzog. Bei noch höherer Temperatur von 33—34° begann zwar die Entwicklung mit sehr beschleunigtem Eintritt der ersten Furchungsstadien, wurde aber bald anormal und führte zu den früher beschriebenen Erscheinungen.

Bei maximaler Temperatur (32—33°) spielt sich der Entwicklungsprocess bei Rana esculenta noch rascher ab als bei R. fusca. Nach 24 Stunden hat sich das Ei schon gestreckt (Taf. XV Fig. 22), hat Rückenmark, Hirnblasen und Chorda entwickelt und lässt Kopf- und Schwanzende deutlich unterscheiden. Nach

2 Tagen (Fig. 23) beginnen am Kopf schon die Kiemenfäden hervorzusprossen, es ist schon ein ganz ansehnlicher Ruderschwanz entstanden, von welchem sich ein dünnerer und etwas durchsichtigerer Flossensaum absetzt. Nach 5 Tagen ist die Umwandlung in das Kaulquappenstadium vollendet (Fig. 24). Beiderseits sind die Kiemenbüschel durch Entwicklung einer Hautfalte in eine Athemhöhle eingeschlossen, welche nur linkerseits durch ein langes rundes Kiemenloch nach aussen communicirt. Die Haftnäpfe sind zurückgebildet. Durch die dünne, durchsichtige Hautdecke schimmert der in Spiraltouren aufgewundene Darmkanal hindurch. In dem Gallertgewebe des Flossensaumes ist ein dichtes Netzwerk von Blutgefässen sichtbar geworden. Von Rana fusca wird dieses Stadium bei maximaler Temperatur (24—25°) erst nach 6 Tagen (Fig. 7), also einen Tag später als von Rana esculenta erreicht.

Bei 15° geht die Entwicklung wieder in einem sehr viel langsameren Tempo vor sich. Nach 9 Stunden ist das Ei in 8 Zellen getheilt (Fig. 16), während es zu dieser Zeit bei maximaler Temperatur schon zu einer kleinzelligen Keimblase geworden ist mit vielen Hunderten von Zellen, die bei starker Lupenvergrösserung als kleine Körnchen erscheinen (Fig. 17). Erst nach 24 Stunden etwa ist das bei 15° sich entwickelnde Ei auf einem entsprechenden Stadium angelangt (Fig. 17). Abermals 24 Stunden später zeigt es den Beginn der Gastrulaeinstülpung (Fig. 18) zu einer Zeit, wo bei 33° sich eine Larve mit langem Ruderschwanz und kurzen Kiemenfäden (Fig. 23) entwickelt hat. Das Stadium, auf welchem sich bei maximaler Temperatur das Ei am Beginn des 2. Tages befindet (nach 25 Stunden etwa) (Fig. 22), wird bei 15° erst am Beginn des 6 Tages erreicht (Fig. 19).

Von Tag zu Tag vergrössert sich der Abstand noch mehr. Nach 20 Tagen ist bei einer Bruttemperatur von 15° die Larve (Fig. 20) noch lange nicht so weit als nach 5 Tagen bei 33° (Fig. 24) entwickelt. Denn in ersterem Fall ist die Kiemendeckelfalte erst in ihrer Anlage begriffen und lässt beiderseits die Kiemenbüschel noch in grosser Ausdehnung unbedeckt. Die Haftnäpfe sind zwar in Rückbildung begriffen, aber noch zu sehen. Gefässe in der Gallerte des Flossensaumes fehlen.

Mit Rana fusca verglichen ist der Entwicklungsverlauf bei 15° Bruttemperatur auch etwas langsamer. Nach 2 Tagen zeigt das Ei von Rana fusca einen ringförmigen Blastoporus (Fig. 9),

bei Rana esculenta erst Hufeisenform (Fig. 18). Nach 5 Tagen springt bei jener der Schwanz als Höcker schon deutlich hervor und ist vom Rumpf gut abgesetzt (Fig. 11), bei dieser ist er erst als ein kleiner Vorsprung schwach angedeutet (Fig. 19). Es scheint mir dieser Umstand darauf hinzudeuten, dass die untere Grenze der Temperatur, bei welcher eine Entwicklung überhaupt noch stattfindet, bei Rana esculenta etwas höher liegen wird als bei Rana fusca; ein Punkt, der durch eine besondere Untersuchung noch festzustellen sein wird.

Einige Schlussfolgerungen.

Aus den Ergebnissen mehrerer Versuche, welche in 2 Tabellen übersichtlich zusammengestellt sind, geht klar hervor, dass das Quantum der Arbeit, welches während des Entwicklungsprocesses in der Zeiteinheit geleistet wird, in einer ganz gesetzmässigen Abhängigkeit zur Temperatur steht. Mit steigender Temperatur wächst auch in einer bestimmten Proportion die vom Ei in einem Zeitabschnitt geleistete Entwicklungsarbeit bis zu einem Optimum, über welches hinaus eine Beschleunigung der Entwicklungsvorgänge wegen auftretender Störungen und schliesslich wegen dadurch herbeigeführten Todes der Zellen nicht mehr möglich ist.

Um in den vorliegenden Sachverhalt noch einen tieferen Einblick zu gewinnen, empfiehlt es sich den Begriff „Entwicklungsarbeit“ einer genaueren Analyse zu unterwerfen. Dieselbe lässt sich, wie wir sogleich nachweisen werden, zerlegen: 1. in chemische Arbeit, 2. in Arbeit, die zur Vollziehung morphologischer Sonderungsprocesse und dergleichen geleistet wird.

Worin besteht die chemische Arbeit? — Wie ich schon in der 1884 erschienenen Abhandlung (15): „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung“, mit Nachdruck hervorgehoben habe, ist bei den Processen am Anfang der embryonalen Entwicklung „das Wesentlichste und Wichtigste die Vermehrung, Individualisirung und gesetzmässige Vertheilung der Kernsubstanz.“

„Während dieselbe in der eben befruchteten Eizelle im Keimkern nur in ausserordentlich geringer Quantität vorhanden ist, hat sie oft schon nach wenigen Stunden eine Zunahme um das hundertfache und mehr erfahren. Am auffälligsten ist dies in solchen Fällen, wo, wie bei vielen Eiern der Arthropoden, die Zelltlhei-

lung Anfangs unterbleibt und die Kernvermehrung das einzige ist, was am Beginn der Embryonalentwicklung überhaupt stattfindet."

„Um sich eine Vorstellung davon zu machen, wie viel Eimaterial während der Entwicklung in Kernsubstanz übergeführt wird, vergleiche man die ungetheilte Eizelle mit der aus der Eihaut ausschlüpfenden Larve eines Echinoderms. Dort beträgt die Kernsubstanz kaum einen Tausendsten Theil des Eies und bei sehr dotterreichen Eiern sogar nur einen geringen Bruchtheil eines Millionstel Theils. Hier hat sie auf Kosten des Protoplasma so zugenommen, dass sie schätzungsweise ein Drittel oder ein Viertel der Gesammtmasse der Larve ausmacht."

„Im Vergleich zu dieser mit complicirten Kernstructuren einhergehenden Vermehrung der Kernsubstanz erscheint die embryonale Zerlegung des Dotters in Theilstücke als ein ungleich gröberer und minder bedeutungsvoller Process."

Man vergleiche hierzu auch noch meine Ausführungen in einer zweiten Abhandlung: „Ueber die Tragweite der Zellentheorie." (Die Aula, Wochenschrift für die akademische Welt. 1. Jahrgang. 1895. Nr. 3. pag. 81—83.)

Aus den Erscheinungen der Karyokinese lässt sich ferner die Ansicht begründen, dass bei jeder Theilung die Kernsubstanz einer Zelle, besonders ihr Nuclein oder Chromatin in 2 aequivalente Hälften zerlegt und auf 2 Tochterzellen vertheilt wird, dass jede Theilhälfte darauf wieder durch Umwandlung von Zellsubstanz in Kernsubstanz zur ursprünglichen Masse anwächst oder sich verdoppelt, um dann von neuem wieder durch Theilung in aequivalente Hälften zerlegt zu werden u. s. w. Oder in anderen Worten: Die Kernsubstanz des befruchteten Eies vermehrt sich beim Furchungsprocess und in der weitern Entwicklung in geometrischer Progression mit dem Quotienten 2.

Wenn jetzt in dieser Abhandlung nachgewiesen worden ist, wie der Entwicklungsprocess bei Steigerung der Temperatur eine gesetzmässige Beschleunigung erfährt, so glaube ich, dass die letztere hauptsächlich die chemischen Processe betrifft, die Erzeugung der ausserordentlich hoch organisirten Kernsubstanzen (Nucleine u. s. w.).

Zur Stütze meiner Ansicht verweise ich besonders auf die Studien zur chemischen Dynamik (Nr. 8) nach J. H. van 'tHoff:

Études de dynamique chimique, bearbeitet von Dr. Ernst Cohen, 1896. In dem Abschnitt: „Einfluss der Temperatur auf die chemische Reaction" ist nachgewiesen worden, dass Temperaturunterschiede auf die Reactionsgeschwindigkeit chemischer Vorgänge einen gesetzmässigen Einfluss ausüben, welcher sich in einer mathematischen Formel zum Ausdruck bringen lässt.

Die Beschleunigung des Entwicklungsprocesses des Eies bei höherer Temperatur beruht demnach, wie ich annehme, in erster Linie darauf, dass unter diesen Bedingungen die complicirten Nucleinverbindungen etc. im chemischen Laboratorium der Zelle in einer gewissen Proportion zum Wärmegrad schneller gebildet werden, während bei Abnahme der Temperatur die chemische Arbeit verlangsamt und schliesslich ganz zum Stillstand gebracht wird.

Ich bin aber weit entfernt, auf diesen einen Factor alle beobachteten Erscheinungen zurückführen zu wollen. Denn ausser den chemischen Processen spielen sich während der Entwicklung auch noch manche Vorgänge anderer Art ab, welche nachweisbar von der Temperatur beeinflusst werden. Hier sind zu nennen die complicirten Bewegungen organisirter Stofftheilchen des Zelleninhaltes, zum Beispiel die Spaltung der Kernsegmente bei der Karyokinese und ihr Auseinanderweichen nach den Enden der Kernspindel, oder die Anordnung des Protoplasmas zu zwei Strahlenfiguren in der Umgebung der Centrosomen, die Durchschnürung und Zerlegung des Zelleninhalts in die 2 Portionen der Tochterzellen etc., mit einem Worte, die verschiedenen dynamischen Beziehungen, die bei allen Theilungen zwischen Kern und Protoplasma stattfinden.

Dass auch auf diese Processe die Temperatur beschleunigend oder verlangsamend wirkt, lässt sich schon aus den Erfahrungen schliessen, welche man beim Studium der Protoplasmabewegung bei verschiedenen Temperaturgraden gemacht hat. Es geht aber auch direct aus den oben Seite 320—322 referirten Untersuchungen hervor, welche mein Bruder und ich über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf den Befruchtungs- und Theilungsprocess des Eies bei den Echinodermen vorgenommen haben. Am lebenden Ei liess sich direct feststellen, dass die Protoplasmastrahlungen an den Enden der Kernspindel in der Kälte vollkommen schwinden, bei allmählicher Erwärmung aber an denselben Stellen wieder auftreten, erst schwach, dann in ursprünglicher Schärfe.

Bei dem engen Ineinandergreifen aller Processe während der Zelltheilung ist es zur Zeit unmöglich zu bestimmen, in welchem Maasse die Beschleunigung der Entwicklung durch Erhöhung der Temperatur sich auf das Conto der chemischen Arbeit oder der anderen angeführten Factoren vertheilt. Doch halte ich es nicht für unmöglich, dass man in diese Verhältnisse durch systematische Untersuchungen noch tiefer wird eindringen und auch die beiden Conten theilweise wird von einander sondern lernen. Denn bei der Eientwicklung bleibt während jedes Zelltheilungsprocesses die chemische Arbeit, soweit sie auf der Bildung von Kernsubstanzen beruht, die gleiche, da jede Zelle, mag sie gross oder klein sein, das gleiche Quantum wirksamer Kernsubstanz enthält. Dagegen verändert sich bei jedem einzelnen Theilstadium des befruchteten Eies das dynamische Verhältniss zwischen Kern und dem übrigen Zellinhalt. Denn mit jeder Theilung wird das dem Einfluss des Kerns unterliegende Protoplasma nebst Dottereinschlüssen auf die halbe Masse herabgesetzt, während die Masse der Kernsubstanz constant bleibt. Durch Vergleichung der Zeiten, welche die Theilung des Eies auf dem ersten, zweiten, dritten Theilstadium, oder anders ausgedrückt, die Theilung des ganzen, des halben, des viertel, des achtel Eies bei constanter Temperatur erfordert, lässt sich vielleicht die Grösse des constanten Factors (chemische Arbeit) von der Grösse des variabeln Factors (Beherrschung und Zerlegung des Protoplasmas nebst Dottereinschlüssen) sondern.

Ich behalte mir vor am Ei der Echinodermen, welches ich aus den auf Seite 364 angegebenen Gründen für derartige Untersuchungen am geeignetesten halte, die hier angeregten Fragen durch zweckmässige Experimente einer genaueren Prüfung zu unterziehen und dann auch zu versuchen, in wie weit das ganze Thema einer strengen mathematischen Behandlung zugänglich ist.

Literatur-Verzeichniss.

1. Boveri, Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung. Sitzungsber. der physik.-medic. Gesellschaft zu Würzburg. October 1896.
2. Dareste, Recherches experimentales sur la production artificielle des monstruosités. Paris 1891, 2. Aufl.

3. Oscar Hertwig u. Richard Hertwig, Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
4. Oscar Hertwig, Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
5. Derselbe, Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 39. 1892.
6. Derselbe, Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies. Sitzber. der Kgl. Preuss. Akademie d. Wissensch. Phys.-math. Abth. 1894.
7. Derselbe, Ueber den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Entwicklung der Froscheier. Sitzber. der Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Abth. 1896, 6. Febr.
8. J. H. van't Hoff u. Ernst Cohen, Studien zur chemischen Dynamik. Amsterdam. Leipzig 1896.
9. Kaestner, Ueber künstliche Kälteruhe von Hühnereiern im Verlauf der Bebrütung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1895.
10. Kollmann, Ueber Spina bifida und Canalis neurentericus. Verh. der anat. Gesellsch. Göttingen 1893, pag. 134.
11. Pfeffer, „Einfluss der Temperatur" in Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. 1881. Bd. II. S. 122.
12. Sachs, Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. Jahrb. f. wissensch. Botanik. 1860. Bd. 2.
13. Sala, Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Bd. 44. 1895.
14 Oscar Schultze, Ueber die Einwirkung niederer Temperatur auf die Entwicklung des Frosches. Anatom. Anzeiger Bd. X. 1895, pag. 291.
15. Oscar Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
16. Derselbe, Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula. Wochenblatt für die akademische Welt. I. Jahrg. 1895. Nr. 2 u. 3.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV.

Erklärung der Buchstaben,

welche bei den in den Text gedruckten Zinkographien in Verwendung gekommen sind:

vr = Afterrinne.
bl = Blutgefässe.
d = Dotter, Dotterfeld.
fh = Furchungshöhle.
mp = Medullarplatte.
mk = Mittleres Keimblatt.
ms = Muskelsegment.
nr = Nervenrohr.

fs = Flossensaum.
hn = Haftnäpfe.
hw = Hirnwulst.
k = Kerne im Dotter. Merocyten.
kh = Keimblasenhöhle.
kr = Keimring.
K = Kopfende.
kf = Kiemenfäden.
l = Leibeshöhle.
p = Pigment.
S = Schwanzende. Schwanzknospe.
sk = Schwanzknospe.
ug = Urnierengang.
uk = Urnierenkanälchen.
v = Vakuolen.
w = Wulst am Kopf.
Z = in den Dotter eingesprengte Zellen.

Fig. 1—6. Eier von Rana fusca (A^{10}), die am 12./3. 9 Uhr 50 Min. befruchtet, sich bei einer Wassertemperatur von etwa 20° entwickelten.

Fig. 1. Das 24 Stunden entwickelte Ei (abgetödtet 13./3. 10 Uhr) hat einen hufeisenförmigen Urmund, der sich in kurzer Zeit (1—2 Stunden) zum Ring (Stadium I der Tabelle II) geschlossen haben wird.

Fig. 2. Das 2 Tage entwickelte Ei (abget. 14./3. 10 Uhr) ist gestreckt mit sich absetzendem Kopf und Saugnäpfen ohne sich abhebenden Schwanzhöcker (Stadium III der Tabelle).

Fig. 3. Die 3 Tage entwickelte Larve (abget. 15./3. 10 Uhr) ist 5 mm lang. Am Hinterende ist der $1\frac{1}{2}$ mm lange Schwanz, an dem der Flossensaum noch nicht unterscheidbar ist, abgesetzt. Am Hals sprossen die Kiemen als kleine Höcker hervor (Stad. V der Tabelle).

Fig. 4. Die 4 Tage entwickelte Larve (abget. 16./3. 10 Uhr) ist $7\frac{1}{2}$ mm lang. Der $3\frac{1}{2}$ mm lange Schwanz lässt die Axenorgane mit ihren Muskelsegmenten und den durchsichtigen Flossensaum deutlich unterscheiden; am Hals ist jederseits ein langer Kiemenbüschel entstanden (Stadium VI der Tabelle).

Fig. 5. Die 5 Tage entwickelte Larve (abget. 17./3. 10 Uhr) ist 9—9,3 mm, der Schwanz 5 mm lang. Am Hals erhebt sich nach vorn von der Ursprungsstelle der Kiemenbüschel eine deutlich markirte Kiemendeckelfalte (Stadium VII der Tabelle).

Fig. 6. Die 6 Tage entwickelte Larve (abget. 18./3. 10 Uhr) ist 11 mm, der Schwanz 6,2 mm lang. In der Umgebung der den Mund umgebenden Lippen sind Papillen entstanden. Die Haftnäpfe haben ihre Form verändert und beginnen sich rückzubilden. Die Kiemendeckelfalten sind über die Kiemenbüschel herübergewachsen und lassen nur noch ihre freien Enden aus der Athemspalte hervorsehen (Stadium VIII der Tabelle).

Fig. 7. Ei von Rana fusca von demselben Versuch, aber bei etwa 24° entwickelt (A^6). Die 6 Tage alte Larve (abget. 18./3. 10 Uhr) ist $11\frac{1}{2}$ lang, hat die Form einer kleinen Kaulquappe. Die Kiemen sind vollständig in eine Athemhöhle eingeschlossen, die nur linkerseits durch ein enges Athemloch sich öffnet. Durch die dünne Bauchdecke sieht man den gewundenen

Darmkanal. Am Ansatz des Schwanzes sprossen die hinteren Extremitäten als kleine Höcker hervor. Auf ähnlichem, nur wenig weiter vorgerücktem Stadium befindet sich A^{10} zwei Tage später am 20./3. (Stadium IX der Tabelle).

Fig. 8, 9, 10, 11. Eier von Rana fusca von demselben Versuche, aber bei etwa $14^1/_2$—15^0 entwickelt (A^{12}).

Fig. 8. Das 24 Stunden entwickelte Ei (abgetödtet 13./3. 10 Uhr) hat das Stadium der kleinzelligen Keimblase erreicht. Ansicht vom vegetativen Pol aus. Bei einer Brüttemperatur von 20^0 wird dieses Stadium schon in der zweiten Hälfte des ersten Tages erreicht.

Fig. 9. Das 2 Tage alte Ei (abgetödtet 14./3. 10 Uhr) befindet sich auf dem Gastrula-Stadium mit ringförmigem Blastoporus (Stadium I der Tabelle). Dasselbe wird bei 24^0 schon nach 24 Stunden erreicht

Fig. 10. Das 3 Tage alte Ei (abgetödtet 15./3. 10 Uhr) hat die Medullarwülste entwickelt, welche die noch weit geöffnete Nervenrinne einfassen (Stadium II der Tabelle).

Fig. 11. Die 5 Tage alte Larve (abgetödtet 17./3. 10 Uhr) befindet sich auf einem Zwischenstadium zwischen Fig. 2 u. 3. Es zeigt die als Höcker scharf abgesetzte Schwanzanlage. Dagegen ist von der Anlage der Kiemenfäden noch keine Spur zu sehen (Stadium IV der Tabelle).

Fig. 12. 13. 14. 15. Eier von Rana fusca, die einem zweiten Versuch dienend am 21./3. 9 Uhr 30 Min. befruchtet wurden und sich bei einer Wassertemperatur von etwa $2^1/_2$—3^0 entwickelten.

Fig. 12. 8 Tage entwickeltes Ei (abget. am 29./3.) zeigt die erste Andeutung der beginnenden Gastrulation. Dasselbe Stadium wurde bei einer Temperatur von 10^0 nach 2 Tagen beobachtet.

Fig. 13. 16 Tage entwickeltes Ei (abget. am 6./4.) zeigt die erste Spur der Entwicklung der Medullarplatte. Bis zum deutlicheren Hervortreten der Medullarwülste (wie in Fig. 10 Stadium II der Tabelle) ist gewiss noch ein Tag oder selbst etwas mehr Zeit erforderlich.

Fig. 14. 23 Tage entwickeltes Ei (abget. 13./4.) zeigt die Medullarwülste im Verschluss und den Kopf in Anlage begriffen. Es befindet sich, da nur noch der Verschluss des Nervenrohrs zu erfolgen braucht, fast auf dem in Fig. 2 abgebildeten Stadium III der Tabelle.

Fig. 15. 29 Tage entwickelte Larve (abget. 19./4.) ist mit einem am hintern Ende sich absetzenden Schwanzhöcker versehen und steht etwa auf dem gleichen Stadium, wie Fig. 11 (Stadium IV der Tabelle).

Fig. 16—24. Entwicklungsstadien der Eier von Rana esculenta, die am 30./5. 9 Uhr 15 Min. befruchtet und in verschieden temperirte Wasserbassins übertragen wurden.

Fig. 16, 17, 18, 19, 20. Verschiedene Entwicklungsstadien von Eiern, die sich bei einer Wassertemperatur von 15° (III[10]) entwickelt haben.

Fig. 16. Am 30./5. 6 Uhr 30 Min. abgetödtetes Ei, dessen Theilung in 8 Zellen eben beendet ist (etwa 9 Stunden nach der Befruchtung).

Fig. 17. 24 Stunden entwickeltes Ei (am 31./5. 10 Uhr 30 Min. abget.), das sich auf dem Stadium der Keimblase befindet. Auf demselben Stadium steht ein bei etwa 33° entwickeltes Ei schon nach 9 Stunden (am 30./5. 6 Uhr 30 Min.).

Fig. 18. 2 Tage 2 Stunden entwickeltes Ei (abget. am 1./6. 12 Uhr), zeigt einen hufeisenförmigen Urmund.

Fig. 19. Das 5 Tage alte (am 4./6. abget.) Ei ist etwas in die Länge gestreckt mit deutlich unterscheidbarem Kopf und Schwanzende.

Fig. 20. Die 19 Tage alte (am 18./6. abget.) Larve ist etwa so weit entwickelt wie die in Fig. 6 abgebildete Larve von Rana fusca. Die Kiemendeckelfalte hat die Kiemenbüschel bis auf ihre noch sichtbaren Enden überwachsen. Die Haftscheiben sind in Rückbildung begriffen. Der lange Schwanz ist von breitem, durchsichtigem Flossensaum umgeben.

Fig. 21. Bei einer Wassertemperatur von 28—29° entwickeltes Ei (III[7]), 2 Tage 2 Stunden nach der Befruchtung getödtet (1./6. 12 Uhr). Es steht auf dem Stadium wie das in Fig. 11 u. 15 abgebildete Ei von Rana fusca. Der Schwanz ist als Höcker scharf abgesetzt vom Rumpf; am Hals ist noch keine Anlage von Kiemen zu sehen.

Fig. 22, 23, 24. 3 Entwicklungsstadien von Eiern, die sich bei einer Temperatur von $32^1/_2$—33° entwickelt haben (III[2]).

Fig. 22. 24 Stunden entwickeltes (am 31./5. 10 Uhr abget.) Ei ist gestreckt mit deutlich unterscheidbarem Kopfende. Es steht in der Entwicklung nur wenig zurück hinter der 5 Tage alten, bei 15° entwickelten, in Figur 19 abgebildeten Larve.

Fig. 23. 2 Tage 2 Stunden alte (am 1./6. 12 Uhr abget.) Larve ist etwas wenig weiter entwickelt als die in Fig. 3 abgebildete Larve von Rana fusca. Am Schwanz beginnt sich schon der Flossensaum abzusetzen. Die Kiemenhöcker sind etwas länger als in Fig. 3.

Fig. 24. 5 Tage alte (am 4./6. abget.) Larve ist so weit entwickelt wie die 6 Tage alte, bei 24—25° entwickelte Larve von Rana fusca. Haftnäpfe rückgebildet. Kiemen in Athemhöhle eingeschlossen. Auf der linken Seite kleines Athemloch. Der spiralig aufgewundene Darm ist durch die dünne Bauchdecke zu sehen. Hintere Extremität als kleiner Höcker angelegt. Im Flossensaum ein feines Gefässnetz entwickelt.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg.)

Das Centralnervensystem von Carcinus Maenas.

Ein anatomisch-physiologischer Versuch.

II. Theil.
(3. Mittheilung.)

Von

Albrecht Bethe.

Hierzu Tafel XVI und XVII.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einiges über das Verhalten der Primitivfibrillen im Centralnervensystem von Carcinus Maenas . . . 382
Welche Rolle spielen die Primitivfibrillen bei den nervösen Vorgängen? 402
Ueber das Zustandekommen der einfachsten Reflexe 407
Die complicirten Reflexe 426
1. Der Gang 426
2. Der Aufbäumereflex 433
3. Der negative Phototropismus 434
4. Der Umdrehreflex. 434
5. Die Compensationsbewegungen 437
6. Die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Verticalaxe 441
Das Gehirn als reflexhemmendes Organ 443
Litteratur 450
Tafelerklärung 456

Einiges über das Verhalten der Primitivfibrillen im Centralnervensystem von Carcinus Maenas.

Durch die neue ausführliche Publication Apáthy's (1) ist unsre Kenntniss vom Aufbau der nervösen Substanz in ein neues Stadium getreten, denn es ist nicht gut denkbar, dass diese Untersuchung, wie die früheren Publicationen Apáthy's über die in den nervösen Organen enthaltenen Primitivfibrillen, mit Stillschweigen von Seiten der Anatomen und Physiologen übergangen wird, nachdem die der Arbeit zu Grunde liegenden Präparate im Laufe der letzten Jahre einer ganzen Reihe von

Fachleuten, so auch mir, vom Autor demonstrirt worden sind. Was von manchen geahnt, und von vielen bestritten, wird uns hier auf einmal mit ungeahnter Deutlichkeit vor Augen geführt. Der Axencylinder und alle übrigen Theile des „Neurons" haben aufgehört für uns eine anatomische Einheit zu sein, sie umschliessen eine variable Anzahl feiner und feinster, durchaus individualisirter Fibrillen, welche sich mit der grössten Klarheit darstellen lassen. Ueber einige Einzelheiten im Verhalten der Neurofibrillen, wie es von Apáthy dargestellt wird, wird sich streiten lassen, ihre Existenz steht aber ausser allem Zweifel; sie kann nur von Leuten geleugnet werden, welche sich nicht überzeugen lassen wollen. Wenn sie sich nicht mit vielen der gebräuchlichen Methoden darstellen lassen, so liegt das an ihrem chemischen Character. Ich meine, wir sollten über die Zeit hinaus sein, wo man mit den einfachsten Hülfsmitteln alles erreichen will, und alles leugnet, was sich durch sie nicht erreichen lässt.

Die Zahl der Methoden, durch die sich die Darstellung der Primitivfibrillen erreichen lässt, ist immerhin beträchtlich. Diese Methoden sind so verschiedenartig, die mit ihnen dargestellten Fibrillen sind auf so weite Strecken zu verfolgen, mit einer solchen Klarheit und Schärfe zu sehen, dass der Gedanke, es seien Kunstprodukte lächerlich erscheinen muss. Dass die Primitivfibrillen keine zu Längsreihen angeordneten Körner sind, wie behauptet worden ist, geht aus der direkten Betrachtung der Präparate und aus dem physikalischen Verhalten (besonders bei Hirudineen) im gestreckten und ungestreckten Nerven (Apáthy) hervor.

Ich will hier wenigstens diejenigen Resultate Apáthy's (1) kurz wiedergeben, welche für die folgenden eigenen Untersuchungen von Wichtigkeit sind: Jede Nervenfaser und jeder Ast einer Nervenfaser enthält mindestens eine Primitivfibrille. Diese Fibrillen zeigen einen durchaus scharfen Contour und verlaufen in den nervösen Bahnen ununterbrochen als durchaus individualisirte Fasern bis zum peripheren Ende. (Alles dies und auch das Folgende bezieht sich hauptsächlich auf Hirudineen und Lumbricus.) Die Primitivfibrille oder die Primitivfibrillen einer Nervenfaser sind eingebettet in eine sich nicht oder nur schwach färbende homogene Substanz, die Perifibrillärsubstanz, welche von einem mehr oder weniger fasrigen, färbbaren Mantel umschlossen

wird. Diesen Mantel nennt Apáthy die „Gliascheide“. (Ueber die Einzelheiten der Hüllen vergleiche das Original.)

Im gestreckten Nerv wie im contrahirten zeigt die „Gliascheide“ einen graden Verlauf, während die enthaltenen Fibrillen nur in ersterem Fall gerade sind und bei contrahirten Nerven eine mehr oder weniger starke Schlängelung zeigen. (Apáthy schliesst hieran eine Erörterung, ob die Perifibrillärsubstanz flüssig oder fest sei — Seite 556 und folgende —, bei der er zu keinem bindenden Resultat kommt. Ich komme später darauf zurück.)

Die Primitivfibrillen der motorischen und sensiblen (receptorischen) Nervenfasern sind von einander zu unterscheiden. Die motorischen Fasern enthalten immer nur eine sehr starke Fibrille, welche sich im Muskel verzweigt und im Centralnervensystem direkt in eine Ganglienzelle zu verfolgen ist. Die receptorischen Fasern (sensorische Schläuche und sensorische Bündel) enthalten immer viele sehr viel dünnere Fibrillen, welche von den subepithelialen Sinneszellen herkommend sich zu diesen Bündeln sammeln. Im Centralnervensystem treten die Fibrillen der sensorischen Bündel und Schläuche in die Centralfasermasse und verzweigen sich hier; sie lösen sich in die Elementarfibrillen auf, aus denen nach Apáthy die einzelnen Primitivfibrillen zusammengesetzt sind. Diese Elementarfibrillen gehen in der centralen Fasermasse der Ganglien (Punktsubstanz von Leydig, Neuropil von His) in ein Gitterwerk über, so dass eine direkte Continuität der Fibrillen besteht. Dieses Gitterwerk nennt Apáthy das „diffuse Elementargitter“.

Aus dem „Elementargitter“ sammeln sich wieder stärkere Fibrillen, welche durch den Stielfortsatz der Ganglienzellen in den Zellleib eintreten. Hier bilden sie ausnahmslos unter Auflösung in feinere Fibrillen ein Gitterwerk, welches den Kern umgiebt, zu demselben aber sonst in keine Beziehung tritt. Es giebt nun Ganglienzellen, in denen das Fibrillengitter sich nur in einer Zone der Zelle ausdehnt, nämlich dicht an der Peripherie. Bei diesen enthält der Stielfortsatz nur dünnere Fibrillen; sie werden deshalb für sensorisch gehalten. Bei anderen Zellen bilden die aus dem Elementargitter stammenden Fibrillen ebenfalls ein Gitter an der Peripherie der Zelle, aber von diesem Gitter aus gehen Fasern radiär nach innen und gehen in ein zweites Gitter (Innengitter) über, das aus stärkeren

Fibrillen besteht, die sich dann alle zu einer starken Primitivfibrille vereinigen. Diese verlässt in der Mitte der dünnen Fasern verlaufend durch den Stielfortsatz die Zelle und ist entweder in ein Connectiv oder in eine motorische Nervenfaser zu verfolgen. (Taf. XVII, Fig. 2). Apáthy betrachtet daher diese Zellen für motorisch und nimmt an, dass die dünnen Fibrillen, welche das Aussennetz bilden und aus dem „diffusen Elementargitter" stammen, cellulipetal, die starke Fibrille, welche sich aus dem Innennetz sammelt, cellulifugal ist.

Von den Methoden, welche Apáthy zur Darstellung der Primitrivfibrillen angiebt, habe ich an Carcinus Maenas nur die Goldchloridmethode probirt, welche mir Herr Professor Apáthy bereits vor der Publication gütigst mittheilte. Leider habe ich mit derselben gar keine Resultate erzielt. Seine Mittheilungen brachten mich aber auf eine neue Methode, mit der ich im Stande war, wenigstens einiges über die Primitivfibrillen bei Carcinus herauszubringen. Mit der Ausarbeitung dieser Methode bin ich noch beschäftigt und hoffe sie noch zu einer grösseren Vollkommenheit zu bringen, als sie jetzt besitzt. Daher will ich hier nur kurz über ihre Natur berichten, indem ich mir vorbehalte, sie in der nächsten Zeit ausführlicher mitzutheilen: womit das Gewebe fixirt wird, ist ziemlich gleichgültig. Die Hauptsache ist, dass möglichst wenig Schrumpfungen und Coagulationen entstehen.

Bei Hirudo erwiesen sich Alkohol, Sublimat, Salpetersäure und Pikrinsäure als günstige Fixirungsmittel. Bei Carcinus ist es dagegen sehr schwer, eine Fixirung des Centralnervensystems zu finden, welche gute Resultate liefert. Sublimat und Alkohol geben schlechte Resultate, Chromsäure und Müller'sche Flüssigkeit sind noch unbrauchbarer. Am besten fixirt noch 5% Salpetersäure (24 Stunden), doch giebt es hier bei der Färbung fast immer störende Niederschläge. Dieser Uebelstand zeigt sich nicht bei Objecten, die mit concentrirter Pikrinsäurelösung (oder besser 5 Theile conc. Pikrinsäurelösung, 1 Theil conc. Lösung von prikrinsaurem Ammoniak) fixirt sind; die Fixirung steht aber an Gleichmässigkeit hinter der mit Salpetersäure zurück. Ausgehend von dem Gedanken, dass die färbbare Substanz der Primitivfibrillen eine Base sei, binde ich dieselbe nach dem Fixiren an Molybdänsäure und benutze diese angelagerte Molyb-

dänsäure (welche mit vielen basischen Farbstoffen unlösliche Verbindungen eingeht) zur Bindung eines basischen Farbstoffes, von denen sich Toluidinblau als der brauchbarste erwies. In derartigen Präparaten treten die Primitivfibrillen meist sehr deutlich dunkelviolett auf blassviolettem oder ungefärbtem Grunde hervor. Die Kerne färben sich wie bei nicht molybdänirten Präparaten dunkelblau. Die chromatischen Substanzen des Ganglienzellkörpers (Nissl'sche Granulae oder Schollen) färben sich bei dieser einfachen Färbung meist sehr dunkel und verhindern den Farbstoff sich an die in den Zellen enthaltenen Fibrillen anzulagern. Bei Hirudo und Wirbelthieren gelingt es, diese Granulae durch Behandlung mit Ammoniak und Salzsäure zu entfernen. Bei Carcinus ist mir eine vollständige Fortschaffung derselben nie gelungen, aber es konnte doch eine derartige Aufhellung bewerkstelligt werden, dass auch in den Ganglienzellen einiges von den Primitivfibrillen sichtbar wurde.

Die Perifibrillärsubstanz bleibt meist ganz ungefärbt oder nimmt eine ganz schwach violette Färbung an. Die „Gliascheiden" Apáthy's sind in den besten Präparaten, d. h. in denjenigen, welche die Primitivfibrillen am deutlichsten zeigen, nur schwach gefärbt, oft so wenig, dass sie kaum noch erkannt werden können (Tafel XVI, Fig. 10). Im allgemeinen sind sie aber doch deutlich zu sehen (Fig. 3 u. 13). Manchmal färben sich die Scheiden einzelner Fasern innerhalb des Neuropils sogar sehr dunkel, so dass sie in dickeren Schnitten störend wirken (Tafel XVI, Fig. 13 *a*). Ob es nun gerechtfertigt ist, diesen Mantel der Nervenfasern mit dem Namen „Gliascheide" zu belegen, scheint mir sehr zweifelhaft. Der Name „Glia" ist bei den Wirbelthieren für eine ganz deutlich fibrilläre Substanz von ganz bestimmten Qualitäten und Lagebeziehungen eingeführt worden, Bedingungen, welche bei diesen Scheiden doch durchaus nicht erfüllt werden. Zwar giebt Apáthy an, dass diese Scheiden eine fibrilläre Structur haben und bisweilen habe ich dies auch an meinen Präparaten sehen können, sie ist aber jedenfalls sehr wenig deutlich, denn wäre sie es, so würde er sie in seinen Zeichnungen mehr zum Ausdruck gebracht haben. Die Gliafasern der Wirbelthiere sind aber gut individualisirte Fibrillen von recht bedeutender Stärke. Hauptsächlich dürfte aber der Unterschied zwischen diesen Scheiden und der Glia

der Wirbelthiere in den Lageverhältnissen bestehen, in welche sie zu den Nervenfasern und den Zellen treten. Ich meine, dass die „Gliascheiden" Apáthy's mit der Glia der Wirbelthiere nachweislich nichts zu thun haben, man sollte deshalb auch nicht die von Apáthy angewandte Bezeichnung annehmen, welche nur zu Irrthümern führen und verwirren kann. Ich wähle daher für die „Gliascheide" Apáthy's ein indifferenteres Wort und bezeichne sie als „Faserscheide".

Sehr brauchbar erwies sich in manchen Fällen die vitale Methylenblaufärbung Ehrlich's zur Darstellung von Primitivfibrillen. Zunächst färben sich nach der Aplication des Farbstoffes einzelne Fasern mit feineren und feinsten Verzweigungen und schliesslich die zugehörigen Ganglienzellen in der bekannten electiven Weise fast ganz gleichmässig blau. Diese gleichmässig blaue, von den Hauptstämmen anfangende und allmälich auf die feineren Zweige übergehende Färbung wird mit der Zeit immer dunkler, bis schliesslich ein tiefes Dunkelblau erreicht wird. Wie bekannt ist, verblasst die Färbung dann aber wieder. In Folge dessen wird gewöhnlich fixirt, wenn möglichst viele Fasern den dunkelblauen Ton haben. Lässt man das Präparat noch länger an der Luft liegen und beobachtet es unter dem Mikroskop beim Abblassen, so bemerkt man sehr häufig, dass der Farbstoff nicht in derselben Weise verschwindet, in der er sichtbar geworden ist, sondern dass in der blasser werdenden Faser eine, mehrere oder viele tief dunkelblaue Fibrillen sichtbar werden. Dies kann in manchen Fällen soweit gehen, dass die Grenzen der zuerst gesehenen Faser ganz verschwinden und nur noch ein Bündel feiner Fibrillen übrig bleibt. Sie sind identisch mit den nach anderen Methoden darstellbaren Primitivfibrillen. Apáthy befindet sich also im Irrthum, wenn er angiebt, dass bei der Methylenblaufärbung nur unter Anwendung seiner Ammoniakmethode die Primitivfibrillen zur Differenzirung kommen. (Derartige nach dem frischen Object gezeichnete Fasern sind auf Tafel XVI in Fig. 17 *a* und *b* dargestellt.) Das gänzliche Abblassen tritt dann meist sehr schnell ein, so dass es nur selten gelingt, diese Präparate zu fixiren. Man findet aber häufig sowohl in Methylenblaupräparaten von Carcinus wie Hirudo, welche auf dem Höhepunkt der Färbung oder etwas später nach meiner Methode fixirt wurden (auch in solchen, welche mit pikrinsaurem Ammo-

nium fixirt sind [Dogiel]), die Primitivfibrillen schön differenzirt (Auch Simon (2) hat bei Hirudo gute Resultate in dieser Hinsicht mit meiner Methode erzielt.) Dies ist deswegen von grosser Wichtigkeit, weil man hier eine Nervenfaser und ihre Verästelungen bei der Durchsichtigkeit der Präparate (besonders bei Zertheilung in dicke Schnitte von 25—40 μ) auf weite Strecken gut differenzirt von allen übrigen mit den darin enthaltenen Primitivfibrillen verfolgen kann, so dass man sicher ist, eben nur eine Nervenfaser vor sich zu haben (Tafel XVI, Fig. 1, 1 *a*, 4, 5 und 16).

Das was sich primär mit Methylenblau tingirt, ist, wie man besonders deutlich aus nachgefärbten Schnitten ersehen kann, die Perifibrillärsubstanz. Derselben Ansicht ist auch Apáthy (1). Zunächst ist es wohl nur eine Tinction der äussersten Oberfläche, denn man findet besonders bei frühzeitig fixirten Präparaten eine dünnwandige blaue Röhre mit ungefärbtem oder ganz hellblauem Inneren. Wenn die Fasern aber die dunkelblaue Farbe angenommen haben, so sind sie durch und durch blau (sehr dünne Querschnitte zeigen keinen hellen Fleck in der Mitte der quergetroffenen Fasern), es ist also eine wirkliche Tinction der Perifibrillärsubstanz, keine Incrustation. Ich glaube nun, dass in diesen dunkelblauen Fasern bereits die Primitivfibrillen gefärbt sind, dass sie aber wegen der Dunkelheit der Perifibrillärsubstanz nicht sichtbar werden. Hierfür spricht, dass sie sich bei der Apáthy'schen Methode mit Ammoniak differenziren lassen, indem nämlich die Primitivfibrillen doch mehr gefärbt sind und deswegen durch das Ammoniak in der Hauptsache das Methylenblaupikrat der weniger gefärbten Perifibrillärsubstanz gespalten und ausgewaschen wird. (Anzunehmen, dass erst bei der Differenzirung die Primitivfibrillen den Farbstoff aufnehmen, wäre falsch, da sie sich dann auch am fixirten Objekt mit Methylenblau färben lassen müssten.) Auch bei der natürlichen Differenzirung der Primitivfibrillen in frischem Gewebe tritt diese deshalb nach meiner Meinung ein, weil sie stärker gefärbt sind und daher beim Abblassen den Farbstoff länger festhalten als die Perifibrillärsubstanz. Nebenbei mag die Primitivfibrille auch noch Farbstoff aufnehmen, während die Perifibrillärsubstanz sich schon entfärbt. — Die Faserscheiden färben sich, soweit ich gesehen, mit Methylenblau nie.

Durch die Beobachtung frischer Methylenblaupräparate wird

nun auch eine Frage gelöst, welche Apáthy noch offen gelassen hat, nämlich die, ob die Perifibrillärsubstanz flüssig ist oder nicht. Wie bekannt, zeigen Methylenblaupräparate häufig perlschnurartige Nervenfasern. Zuerst von Allen (3) und dann auch von mir wurde angegeben, dass man direkt unter dem Mikroskop beobachten kann, dass diese Perlschnurformationen erst im Präparat entstehen, indem ursprünglich cylindrische Fasern und Faserzweige an einzelnen Stellen dünner werden und die hier schwindende Substanz zu Perlen zusammenfliesst (Taf. XVI, Fig. 17 *a* und *b* zwei Fasern vor dem Zusammenfliessen, a_1 und b_1 nach der Bildung von Perlen). Zwischen den einzelnen Perlen bleiben dünne fadenartige Verbindungen, welche oft zum Schluss zerreissen, so dass man nur noch eine Reihe von blauen Kugeln oder Elipsoiden vor sich hat. (Wie von einzelnen Golgileuten immer noch den perlschnurartigen Nervenfasern und Dendriten eine physiologische Bedeutung zugeschrieben werden kann, ist unbegreiflich. Sie zeigen damit nur, dass sie die Methylenblaulitteratur ignoriren.) Allen sah dies Zusammenfliessen zu Perlen sogar an ungefärbten Fasern, so dass man nicht behaupten kann, das Methylenblau bringe diese Formationen hervor, sondern annehmen muss, dass es eine einfache Absterbeerscheinung ist.

Ich habe nun wiederholentlich den Vorgang der Perlenschnurbildung in frischen Methylenblaupräparaten beobachtet, in denen die Abblassung bereits begonnen hatte und die Primitivfibrillen deutlich waren. In Fig. 17 auf Tafel XVI habe ich den Vorgang nach zwei Handskizzen dargestellt. Die eine Faser Fig. 17 *a* zeigte, als sie zur Beobachtung kam, bereits schwache Anschwellungen und in der hellgefärbten Perifibrillärsubstanz eine starke dunkelblaue Primitivfibrille. Bei der weiteren Beobachtung floss die Perifibrillärsubstanz an der Primitivfibrille als Achse entlang immer mehr zu den schon anfangs verdickten Stellen hin, bis schliesslich nur mehrere Klumpen von Perifibrillärsubstanz noch vorhanden waren, welche durch die Primitivfibrille zusammengehalten wurden (Fig. 17 a_1). Die Primitivfibrille war deutlich durch die Perlen hindurch zu verfolgen. Die andre Nervenfaser zeigte am Anfang eine cylindrische Form und eine scharfe Längsstreifung, hervorgerufen durch eine grosse Anzahl darin enthaltener Primitivfibrillen. Auch hier floss die Perifibrillärsubstanz zu einzelnen Klumpen zusammen, indem die

enthaltenen Primitivfibrillen sich an den dünner werdenden Stellen immer dichter aneinander legten, sodass sie schliesslich nur noch einen dunkelblauen, die Klumpen verbindenden Strang bildeten, während sie an den Zusammenflussstellen sich weiter von einander entfernten (Tafel XVI, Fig. 17 b_1). Hieraus geht mit Sicherheit hervor, dass die Perifibrillärsubstanz flüssig ist — vielleicht von ölartiger Beschaffenheit, wie A p á t h y meint, d. h. von solcher Beschaffenheit, dass sie sich mit der Lymphflüssigkeit nicht mischt — während die Primitivfibrillen mehr eine feste Consistenz haben und frei in der Perifibrillärsubstanz beweglich sind.

Bei meiner Toluidinblaumethode färben sich ebenso wie bei der Methylenblaumethode die Primitivfibrillen sehr verschieden intensiv, so dass Fasern von gleicher Stärke das eine mal sehr dunkel erscheinen, in einer andern Faser sehr viel heller. Ich meine mit A p á t h y, dass es sich hierbei um eine mehr oder minder starke Aneinanderlagerung der die Primitivfibrillen zusammensetzenden dünneren Fibrillen, der „Elementarfibrillen", handelt, dass nämlich in den dunkelgefärbten sehr viel mehr Elementarfibrillen vereinigt sind als in den helleren von gleicher Dicke.

In den Ganglien selbst zeigen die Primitivfibrillen einer Nervenfaser fast immer einen parallelen und fast graden (selten etwas gewellten) Verlauf (Tafel XVI, Fig. 1 u. 1 *a*, Fig. 4, 5 und 16). In den peripheren Nerven und den Connectiven lässt sich dagegen immer das Verhalten der Primitivfibrillen demonstriren, welches A p á t h y für die Nerven und Connective der Hirudineen u. s. w. feststellte. Ist der Nerv in gespanntem Zustande fixirt, so treten die Faserscheiden gradlinig zu Tage und die enthaltenen Fibrillen zeigen ebenfalls einen graden oder schwach welligen Verlauf. Ist der Nerv aber in nicht gespanntem Zustande fixirt worden, so zeigen die Faserscheiden wie beim gestreckten Nerv resp. Connectiv grade Contouren, während die Primitivfibrillen mehr oder weniger geschlängelt sind (Taf. XVI, Fig. 6 u. 7[1]).

1) In den Tafeln ist die Wiedergabe der Primitivfibrillen dem Lithographen nicht ganz gelungen. Die Dickenverhältnisse entsprechen nicht meinen Zeichnungen und die Dunkelheit und scharfe Contourirung tritt gegen die der Präparate zurück, besonders in Fig. 1, 6, 10, 13 und 18 auf Tafel XVI.

Ein durchgreifender Unterschied, wie ihn Apáthy bei Hirudineen zwischen den Primitivfibrillen der motorischen und receptorischen (sensiblen) Fasern feststellen konnte, lässt sich bei Carcinus nicht constatiren. Es kommen sowohl in receptorischen Nervenfasern sehr dicke Primitivfibrillen vor, welche oft nur in der Einzahl vorhanden sind, als auch in unzweifelhaft motorischen Fasern Bündel sehr feiner Fibrillen.

Das erstere tritt am deutlichsten in den Fasern des **Tegumentarius** hervor, welcher nach den physiologischen Experimenten, die ich anstellte (4. Seite 540), der einzige, rein receptorische Nerv von Carcinus ist. Hier findet man auf Querschnitten (Tafel XVI, Fig. 10) — und ebenso auf Längsschnitten — Nervenfasern, welche in Bezug auf die Primitivfibrillen ein ganz verschiedenes Aussehen zeigen. Die grössten Verschiedenheiten treten in den Fasern hervor, welche auf der Fig. 10 mit *a* u. *d* (resp. *e*) bezeichnet sind. In den *a*-Fasern findet sich innerhalb der Faserscheide ein Bündel feiner und wenig dunkel tingirter Fibrillen, welche entweder zu einem Cylinder zusammengelagert sind (a_1) oder eine mehr unregelmässige Figur bilden (a_2). Zwischen den einzelnen Fibrillen sind deutliche Lücken, welche mit ungefärbter oder blassgefärbter Perifibrillärsubstanz ausgefüllt sind. Zwischen Fibrillenbündel und Faserscheide liegt meist ein breiter Mantel von Perifibrillärsubstanz. In den *d*-Fasern dagegen findet sich nur eine (in den *e*-Fasern mehrere) sehr dunkle, scharf abgesetzte, dicke Primitivfibrille.

Die *d*-Fasern gleichen nun auffallend den motorischen Fasern von Hirudo (Apáthy) und die a-Fasern den „sensorischen Bündeln“ (Apáthy). Trotzdem behaupte ich auf Grund meiner physiologischen Untersuchung und des gleich zu erwähnenden, anatomischen Befundes, dass beide Faserarten die gleiche Bedeutung haben, dass sie beide centripetal leiten, dass beides receptorische Fasern sind.

Erstens kann man schon auf ein und demselben Querschnitt Zwischenstufen zwischen den *a*-Fasern und den *d*-Fasern finden. Zweitens nehmen die *d*-Fasern an Zahl immer mehr ab je weiter man die Querschnittsserie in das Gehirn hinein verfolgt, so dass in der Nähe der Neuropila tegumentarii nur noch dünne Fibrillen zu finden sind, während nach der Peripherie zu die *a*-Fasern immer mehr verschwinden, aber, soweit ich feststellen konnte,

nie ganz aufhören. (In Schnitten durch die peripheren Nerven, welche mehr als 1—2 mm vom Gehirn entfernt sind, gelang es mir nur sehr schlecht die Primitivfibrillen zu färben.) Drittens kann man auf Längsschnitten constatiren, dass sich die anfangs dünnen Primitivfibrillen nach der Peripherie zu immer dichter aneinander legen und schliesslich nur noch eine dicke Fibrille bilden. Viertens konnte auf Methylenblaupräparaten ein Zusammenhang von Tegumentariusfasern mit Ganglienzellen nicht festgestellt werden.

Bei den auf dem Querschnitt Taf. XVI, Fig. 10 mit *b* bezeichneten Fasern liegen die Primitivfibrillen schon dichter aneinander, in der *c*-Faser haben sie sich so dicht aneinander gelegt, dass sie nicht mehr voneinander unterschieden werden können, sondern zwei dicke aber noch nicht sehr dunkle Stränge bilden. Bei der vollkommenen Aneinanderlagerung, wie sie bei den *d*-Fasern stattgefunden hat, vereinigt sich die Färbungsenergie aller Fibrillen auf einen kleinsten Raum und daher erscheint hier die allein vorhandene Fibrille so ausserordentlich viel dunkler. Häufig vereinigen sich nun die aus der Centralsubstanz austretenden Primitivfibrillen nicht zu einer stärkeren Fibrille, sondern zu mehreren (*e*). In *f* findet sich eine Faser, in welcher die Vereinigung zu stärkeren Fibrillen an zwei Stellen bereits beendet ist, während an einer anderen Stelle noch ein Bündel feiner Fibrillen liegt.

Der **Opticus** ist, wie ich im physiologischen Theil nachgewiesen habe (4. S. 542) kein rein receptorischer Nerv. Er führt ausser photoreceptorischen und tangoreceptorischen Elementen auch motorische. Von den motorischen Elementen müssen wir, nach allem was wir wissen, annehmen, dass sie mit Ganglienzellen im Centralnervensystem zusammenhängen. Es konnten nun drei Arten von nervösen Elementen festgestellt werden, welche eine Faser durch den Opticus entsenden und mit centralen Ganglienzellen in Verbindung stehen. Es sind dies die Elemente o_1, o_2 und o_3 (4. S. 474, Taf. XXVII, Fig. 1 o_1 und o_3, Taf. XXIX, Fig. 1 o_2). Von diesen ist o_1 sicher kein motorisches Element. Von o_2 ist es ebenfalls nicht sehr wahrscheinlich, dagegen zeigt o_3 in der Art und Weise seiner Ausbreitung durchaus die Eigenschaften motorischer Elemente. (Ich werde dies später noch genauer beleuchten.) Nun ist die Zahl der Elemente

o_3 gegenüber den übrigen Opticuselementen gering und die Lage der peripheren Fasern im Opticus genau aus Methylenblau-Präparaten bekannt. Sie laufen nämlich immer im dorsalen Theil des Opticus. Ebenso laufen die peripheren Fasern der Elemente o_2, welche ev. noch in Betracht kämen auf der dorsalen Seite. Man findet nun aber durch den ganzen Opticus verbreitet zahlreiche Nervenfasern, welche nur eine oder einige wenige sehr starke und dunkle Primitivfibrillen innerhalb der Faserscheide enthalten, Primitivfibrillen, welche den „motorischen" von Hirudo sehr ähnlich sind in Bezug auf Dicke, Schärfe und Schlängelung (im nicht gedehnten Nerven). Taf. XVI, Fig. 3 stellt den ventralen Theil eines Querschnitts durch den Opticus dar, also grade des Theiles, in dem sicher keine Fasern vom Typus o_3 verlaufen. Der Nerv war nicht ganz gedehnt, so dass auf dem Querschnitt einige Fibrillen in seitlicher Neigung getroffen sind. Ausser Fasern mit einer oder mehreren dicken Fibrillen sieht man andere mit mehr oder weniger zahlreichen dünnen Fibrillen. Taf. XVI, Fig. 6 zeigt einen Längsschnitt durch denselben Theil eines nicht gespannten Opticus. Die Faserscheiden sind zum Theil deutlich zu sehen, die Perifibrillärsubstanz ist etwas tingirt, die in der Einzahl in jeder Faser verlaufenden Fibrillen sind stark geschlängelt. Diese dicken Primitivfibrillen gehören sicher photoreceptorischen Fasern an. Sie sind oft weit bis in das Gehirn zu verfolgen, wo sie sich zum Theil noch in dünnere, parallel verlaufende Fibrillen auflösen, zum Theil sich aber gleich bäumchenförmig verzweigen. Auch Fig. 17 stellt Opticusfasern dar. Im Tractus optico-globularis findet man stets dicht gedrängte mittelstarke, aber sehr scharfe Fibrillen.

Es gelang mir mehrmals die motorischen Elemente des Opticus (4. Taf. XXVII, Fig. 1 o_3) mit Methylenblau so darzustellen, dass der Fibrillenverlauf deutlich hervortrat. Das der Fig. 1 u. 1 *a* (Taf. XVI) zu Grunde liegende Präparat stammt von einem Gehirn, welches nach der Fixirung ausser dem ganzen Verlauf der Elemente o_3 nur noch wenige andere Fasern in anderen Theilen des Gehirns tingirt zeigte, so dass eine Verwechslung der Fasern nicht möglich war. Schon auf dem Totalpräparat waren die Fibrillen zum Theil gut zu sehen. Ich zeichnete das Neuron in seinem ganzen Verlauf und zerlegte dann das Gehirn in 30 μ dicke Horizontalschnitte, um mit der Oel-

immersion an alle Theile gelangen zu können. Das Element o_3 fiel auf mehrere Schnitte. Zwei davon sind in Fig. 1 u. 1 *a* abgebildet und die Figuren sind so aneinander gelegt, wie sie nach der vorherigen Zeichnung des Totalpräparats aneinander gehörten. Der mittlere Theil ist schräg durchschnitten. Die Figuren sind daher so übereinander gelegt zu denken, dass die beiden * und die beiden † sich decken.

Der bereits im Opticus liegende Theil der peripheren Faser zeigt eine dicke Fibrille innerhalb der schwach gefärbten Perifibrillärsubstanz (Fig. 1). Diese löst sich unter Anschwellen der Nervenfaser schnell in eine grosse Anzahl sehr dünner und einiger dickerer Primitivfibrillen auf. (Vergleiche meine erste Mittheilung (4) Tafel XXVII, Fig. 1 o_3. Doch sind die Seitenzweige etwas anders vertheilt als hier.) Von diesen Fibrillen zieht nun der grösste Theil in den regelmässig dicksten Theil des Neurons, welcher von dem Neuropilum optici anterius nach hinten zu den Antennenneuropilen u. s. w. läuft (Fig. 1 u. Fig. 1 *a*:*d*). Ein anderer Theil zieht in einen Seitenast der peripheren Faser (Fig. 1, *S A*). Ein dritter Theil zieht in horizontaler Richtung über den dicken Theil fort. Von hier aus zieht ein Theil der Fibrillen nach vorne in den Axenfortsatz der Ganglienzelle (diese ist hier nicht mit abgebildet worden, da die Primitivfibrillen in derselben nicht zu erkennen waren), während der Rest in horizontaler Richtung weiter läuft, um sich theilweise noch in derselben Gehirnhälfte zu verzweigen und dann in der gekreuzten Gehirnhälfte auszustrahlen (Fig. 1 *a*:*h*). Der Antheil von Primitivfibrillen, welcher von der Ganglienzelle aus in die periphere Faser tritt, ist also im Vergleich zu der Zahl der überhaupt eintretenden verschwindend klein.

Ausser den Primitivfibrillen, welche in die periphere Faser zu verfolgen sind, verlaufen aber noch eine grosse Menge andrer in diesem Neuron. So ziehen Fibrillen von dem Ast *d* in den Ast *h* und von beiden in den Axenfortsatz. Ebenso treten einige Fibrillen durch die kleinen Seitenzweige des Axenfortsatzes in diesen ein und ziehen der Ganglienzelle zu. Ein kleines Bündel zieht von dem Seitenfortsatz *S A* zu dem dicken Ast *d* z. Th. vielleicht auch in den Fortsatz *h*. Die dicke Fibrillen *r* u. *n* in den Endästen des Seitenzweiges *S A* (Tafel XVI, Fig. 1) treten

durch ein Zweigchen ein, durch ein andres wieder aus dem Neuron aus. Ebenso die Fibrille *m*, welche mit andren durch ein in die Tiefe gehendes Seitenästchen den Hauptzweig verlässt. (Die dunklen Punkte an den Enden von Fibrillen bedeuten, dass sie sich in die Tiefe senken. Thatsächlich markirt sich diese Erscheinung in dieser Weise auf den Präparaten [Apáthy].) Kurz: Ausser den Primitivfibrillen, welche von Seitenfortsätzen aus oder vom Axenfortsatz aus in die periphere Nervenfaser übergehen, giebt es noch eine Menge andrer in dem Neuron, welche beinahe auf allen möglichen Wegen die einzelnen Seitenzweige unter einander und z. Th. auch mit der zugehörigen Ganglienzelle verbinden. In dem pheripheren Theil der pheripheren Faser ist nur eine sehr starke Fibrille enthalten, welche aber aus einer sehr grossen Anzahl dickerer und besonders dünnerer Fibrillen durch Aneinanderlagerung, nicht durch Verschmelzung hervorgeht. Die bei den Hirudineen typischen motorischen Primitivfibrillen sind also in diesen motorischen Neuronen nicht in derselben Weise zu constatiren.

Der **Antennarius secundus** zeigt auf dem Querschnitt ein sehr ähnliches Bild wie der Tegumentarius (Taf. XVI, Fig. 18), trotzdem er ein gemischter Nerv ist. Auf demselben Querschnitt sieht man in den Nervenfasern die Primitivfibrillen in den verschiedensten Graden der Aneinanderlagerung. Man kann aber nicht constatiren, dass die Fasern, welche mit *a* und *b* bezeichnet sind, sensibel sind und die mit *d* bezeichneten motorisch. Es ist vielmehr sicher, dass unter den *a*- und *b*-Fasern motorische sind. Von den nervösen Elementen, welche nach den Methylenblauresultaten (4. S. 479) im Antennarius secundus enthalten sind, erfährt die eine Art von motorischen Elementen, nämlich die Elemente ant. II (4. Tafel XXVII Fig. 1), die Hauptverzweigungen dicht am Eintritt des Nerven in's Gehirn. Diese Verzweigungen variiren zwar etwas, sind aber doch so typisch, dass man diese Elemente in meinen Primitivfibrillenpräparaten oft gut erkennen kann. Auf dem in Fig. 7 (Taf. XVI) abgebildeten Längsschnitt durch den Eintritt des Antennarius II in's Gehirn sind zwei derartige Elemente vorhanden (*a* und *d*). Von diesen motorischen Fasern enthält *d* eine starke Primitiv-

fibrille von der Beschaffenheit und der Art der Verzweigung, wie sie für die motorischen Primitivfibrillen von Hirudo (Apáthy) charakteristisch sind. Die Faser *a* enthält aber in ihrem peripheren Theil ein lockeres, an einer Stelle sich sogar in drei Züge auflösendes Bündel ziemlich feiner Primitivfibrillen. Sie legen sich an der Stelle, wo der Nerv in's Gehirn eintritt (diese Stelle ist durch einen Pfeil bezeichnet) dichter aneinander, so dass der ganze Zug dunkler erscheint und die Fibrillen nicht sicher individualisirt zu verfolgen sind. Gleich darauf geht ein Seitenast ab (a_1), welcher höchst wahrscheinlich der zur Ganglienzelle hinziehende ist und deutlich mehrere Fibrillen enthält. Im weiteren Verlauf ist die Faserscheide nicht mehr zu erkennen; die Primitivfibrillen bleiben dicht aneinander gelagert und vertheilen sich auf die verschiedenen Aeste. Noch weniger dicht sind die einzelnen Fibrillen in der Faser desselben Typus aneinandergelagert, welche in Taf. XVII Fig. 1 abgebildet ist. Hier ist höchst wahrscheinlich der mit *a* bezeichnete Ast derjenige, welcher zur Ganglienzelle führt.

Von typischen motorischen Primitivfibrillen kann also bei diesem Thier nicht die Rede sein. Bei einem Thier sind die feineren Primitivfibrillen der motorischen Antennarius-Elemente häufiger dicht aneinandergelagert, so dass sie den Anschein typischer motorischer Primitivfibrillen erregen (Taf. XVI Fig 7 *d*), bei anderen weniger (Tafel XVII Fig. 1). Es walten da (wie übrigens auch im Opticus) individuelle Verschiedenheiten.

Bei dem in Tafel XVII Fig. 1, aber auch in Tafel XVI Fig. 7 abgebildeten motorischen Antennariuselement ist dieselbe Thatsache zu constatiren, welche ich bereits bei den motorischen Opticuselementen beschrieben habe, dass nämlich nur ein Theil der Primitivfibrillen, welche in die periphere Faser treten, von dem Axenfortsatz der Ganglienzelle kommt, dass der bei weitem grössere Theil direct von den Seitenzweigen in die Faser eintritt. Ausserdem treten auch hier Primitivfibrillen durch einen Seitenfortsatz ein und durch einen andern wieder aus.

Der **Oculomotorius** zeigt in Bezug auf die Primitivfibrillen etwa dasselbe Verhalten wie der Antennarius II. Neben Nervenfasern mit einer starken Primitivfibrille sieht man ungefähr gleich viele Fasern mit einem Bündel feiner Fibrillen, trotzdem dieser Nerv vielleicht rein motorisch ist, auf jeden Fall aber nur sehr wenige receptorische Fasern führt.

Der **Antennarius I** ist, wie ich im ersten Theil dieser Arbeit (4. S. 470) beschrieben habe, in zwei Bündel zu trennen, von denen das eine von der Statocyste kommt, das andere von der Muskulatur und den übrigen Receptionsorganen der ersten Antenne. Das Statocysten-Bündel (4. S. 470 u. 478) findet seine centralen Endstätten im Globulus und im Neuropilum Antennarii I laterale. Diese Fasern sind in Methylenblaupräparaten ziemlich dünn. Das andere Bündel verzweigt sich im Neuropilum Antennarii I mediale (z. Th. auch im unteren Theil des Neuropilum Antennarii I laterale).

In demjenigen Bündel von Nervenfasern, welches zum Globulus zieht, finden sich niemals ganz dicke Primitivfibrillen und eine Aneinanderlagerung der Primitivfibrillen im Verlauf der Faser findet nicht statt. Die Faserscheiden umschliessen immer eine grössere Anzahl von Fibrillen. Die Fibrillen der Fasern, welche zum Hemiglobulus anterior ziehen, sind etwas dünner, vor allem aber blässer als diejenigen der Fasern, welche in dem Hemiglobulus posterior sich verzweigen. Von den Nervenfasern der ersten Gattung sind einige auf Tafel XVI Fig. 9 abgebildet. Vor dem Eintritt des Nerven in das Gehirn sind die Fibrillen ziemlich dicht aneinander gelagert, sodass sie einzeln nicht deutlich verfolgt werden können, weichen aber centralwärts etwas vor den ersten Verzweigungen der Nervenfaser auseinander. (Die Faserscheiden sind in dem zu Grunde liegenden Präparat nicht sichtbar.) Da diese Primitivfibrillenbündel eine recht beträchtliche Dicke haben, auf jeden Fall aber viel dicker sind als die ihnen entsprechenden Fasern im Methylenblaupräparat, da auch bei anderen Nervenfasern häufig die durch Methylenblau dargestellten Nervenfasern sich dünner erwiesen als der Innenraum der Faserscheiden, wie er auf Schnittserien hervortritt, so bin ich zu der Ansicht gelangt, dass sich möglicher Weise bei der Methylenblaufärbung die Perifibrillärsubstanz besonders in den peripheren Fasern zusammenzieht. In dem anderen Stamm des Antennarius I findet man sehr dicke, sich dunkel und scharf tingirende Primitivfibrillen und dünnere, hellere Fibrillen (Taf. XVI Fig. 14). Bei den dicken kann man erkennen, dass sie sich noch innerhalb des Nervenstammes verzweigen (Fig. 14). Ob allein diese dicken Primitivfibrillen, oder ob auch ein Theil der dünneren motorischen Nervenfasern angehören, habe ich nicht entscheiden können.

In den **Schlundcommissuren** finde ich nur dünne Primitivfibrillen, welche zu dichten Bündeln zusammengefasst innerhalb je einer Faserscheide liegen. Auf Längsschnitten bieten die einzelnen Nervenfasern der Commissuren etwa ein Bild wie die Faser *c* auf Taf. XVI Fig. 7, nur dass die Fibrillenbündel häufig sehr viel dicker sind und auch aus mehr Fibrillen bestehen. Verfolgt man die Nervenfasern der Commissuren auf Längsschnitten in das Gehirn hinein, so findet man, dass an der Eintrittsstelle in's Gehirn und im unteren Zipfel die Faserscheiden schmaler werden und die Fibrillen sich in vielen Bündeln dichter aneinander legen, so dass sie den Anblick einer oder mehrerer einheitlicher, dicker Fibrillen bieten, welche dann natürlich auch dunkler gefärbt sind und schärfer hervortreten. Sehr deutlich tritt dies Verhalten auch auf Querschnitten hervor (Taf. XVI Fig. 13). [Der Schnitt stammt aus dem unteren Theil des Neuropilum Antennarii II posterius. Man sieht innerhalb der Faserscheiden Primitivfibrillen-Bündel in allen Stadien der Concentration. Drei lockere Bündel (*b*) scheinen beim Schneiden umgefallen zu sein, so dass man sie im Längsschnitt sieht. Zwischen den Nervenfaserbündeln, welche den Commissuren angehören, sieht man einzelne Fibrillen z. Th. verzweigt, welche dem Neuropil angehören]. Verfolgt man die Commissurfasern weiter in's Gehirn hinein, so sieht man, dass die festere Aneinanderlagerung der Fibrillen wieder verschwindet, dass die Fibrillen wieder zu lockeren Bündeln vereinigt sind, wie sie vereinzelt auch an der Eintrittsstelle in's Gehirn vorkommen (*a* Taf. XVI Fig. 13).

Aus allem diesem geht hervor, dass ein durchgehender Unterschied zwischen motorischen und „sensorischen" Primitivfibrillen bei Carcinus Maenas nicht constatirt werden kann. Innerhalb der peripheren Nervenstämme kommen dicke Primitivfibrillen vor, doch gehören sie nicht immer motorischen Fasern an, und es gibt motorische Fasern, welche zahlreiche dünne Fibrillen in ihrem ganzen Verlauf enthalten. Da grade an den Eintrittsstellen in das Centralorgan, also an den Stellen, wo die Nervenstämme und die Commissuren am dünnsten sind, sich am häufigsten die Primitivfibrillen zu anscheinend einheitlichen Fasern zusammenlegen, sich aber häufig nach beiden Seiten hin wieder voneinander entfernen, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass die enge Aneinanderlagerung der feineren Fibrillen vorzugsweise

auf Raumersparniss zurückzuführen ist. (Ein ganz ähnliches Verhalten zeigt sich bei Wirbelthieren.) Andererseits bestätigen diese Thatsachen die Ansicht Apáthy's, dass überall, wo sich dünnere Primitivfibrillen zu dickeren vereinigen, keine Verschmelzung der Fibrillen stattfindet, sondern nur eine enge Aneinanderlagerung, dass also die dünnsten Fibrillen, die hypothetischen Elementarfibrillen, überall ihre Individualität bewahren.

Innerhalb der Centralsubstanz verlieren die Nervenfasern, soweit sich das feststellen lässt, bei der Auflösung in feinere Aeste ihre Faserscheiden. Die Primitivfibrillen ziehen, umgeben von einem mehr oder weniger dünnen Mantel von Perifibrillärsubstanz, weiter und scheinen auch diesen Mantel, wie auf Methylenblaupräparaten zu sehen ist, zu verlieren, wenn sie als einzelne Fibrillen in das Neuropilem austreten (Tafel XVI, Fig. 1, *n* und *c*). Wenn sich nun diese ausgetretenen Primitivfibrillen weiterhin T- oder Y-förmig verzweigen, so kann dies auch nur so aufgefasst werden (Apáthy), dass hier die in der stärkeren Primitivfibrille individualisirt enthaltenen, aber nicht getrennt sichtbaren feineren Primitiv- resp. Elementarfibrillen auseinander treten und sich nach verschiedenen Gegenden der Centralsubstanz hinbegeben (Tafel XVI, Fig. 1 *c*, Fig. 2 und Fig. 13). Einen directen Zusammenhang dieser feinsten Fibrillen von zwei Neuronen habe ich bei Carcinus nie constatiren können. Sie sind zu dünn, um auf weitere Strecken verfolgt zu werden. Bei Hirudo glaube ich mich aber aus verschiedenen, in einer späteren Arbeit auseinander zu setzenden Gründen davon überzeugt zu haben, dass ein **Continuitätszusammenhang** auf dem Wege der Primitivfibrillen zwischen den Neuronen, wie ihn Apáthy beschreibt, thatsächlich besteht. Ich halte mich daher für berechtigt, auch bei Carcinus und bei allen übrigen Thieren eine Continuität der nervösen Elemente, das Bestehen eines Elementargitters (Apathy) anzunehmen; ich muss aber der Auffassung Apathy's, dass dies Gitter diffus ist, entschieden entgegentreten. Ueber die Gründe später.

In den *Commissurelementen*, welche sich am besten auf Methylenblaupräparaten erkennen lassen, da hier die Primitivfibrillen auf weite Strecken verfolgt werden können, finde ich immer nur dünne Primitivfibrillen und zwar in sehr grosser Anzahl. Nur dort, wo die Fasern der Commissurelemente in das

Gehirn oder in das Bauchmark eintreten, lagern sich die Primitivfibrillen dicht aneinander, wie bereits erwähnt wurde. (Tafel XVI, Fig. 13. Fast alle Fasern, welche durch die Schlundcommissuren gehen, sind als zu Commissurelementen gehörig anzusehen.) — (Tafel XVI, Fig. 16, Fig. 4 und Fig. 5). Fig. 16 ist ein Commissurelement des Gehirns und entspricht dem Element c_{17} (4. Tafel XXIX, Fig. 1) und dem Element *aoan*$_2$ (5. Tafel XXXV, Fig. 1). Hier ist nur der Theil des Neurons abgebildet, wo der Axenfortsatz der Ganglienzelle in den nach hinten verlaufenden Hauptstamm und den grossen lateral laufenden Seitenstamm übergeht. In diesem Neuron laufen die meisten Primitivfibrillen vom Hauptstamm in den Axenfortsatz resp. in den Seitenstamm. Nur eine geringe Anzahl geht vom Seitenstamm in den Axenfortsatz.

Die Fig. 4 (Tafel XVI) stellt den Theil eines Elementes a_9 (4. Tafel XXV, Fig. 2) des Bauchmarks dar, welcher zwischen dem in das Scheerenganglion gehenden und dem in das erste Beinganglion gehenden Seitenast liegt. Es ziehen Primitivfibrillen züge in allen erdenklichen Richtungen. Dasselbe Verhalten zeigt sich in dem Theil des Bauchmarkcommissurelements a_{12a} (4. Tafel XXV, Fig. 2), welcher in Tafel XVI, Fig. 5 abgebildet ist. Die meisten Primitivfibrillen gehen von dem in der Längscommissur verlaufenden Theil durch die in der Quercommissur des 2. Beinganglions verlaufende quere Faser auf die gekreuzte Bauchmarkseite; andere ziehen in der Längsrichtung, noch andere treten durch den in das 1. Beinganglion ziehenden Ast in den longitudinalen Hauptstamm. Ein ähnliches Verhalten wurde in allen anderen Commissurelementen gefunden, welche ich in Methylenblaupräparaten differenzirt sah. (Das sind die in der ersten Mittheilung (4) beschriebenen Elemente c_3, c_4, c_{22} und c_{24}.) Wir sehen also, dass in den Commissurelementen ähnlich wie in den motorischen Neuronen des Opticus und des Antennarius II die Primitivfibrillen in den verschiedensten Richtungen ziehen, die verschiedensten Theile des Neurons miteinander verbinden und dass nur eine geringe Zahl aller Fibrillen in der Richtung zur Ganglienzelle läuft. Da man ferner feststellen kann, dass im Axenfortsatz aller Ganglienzellen viel weniger Primitivfibrillen enthalten sind, als in den übrigen Theilen des Neurons zusammengenommen, so muss man annehmen, dass nur ein geringer Theil aller Primitivfibrillen in ihrem Verlauf einmal durch eine Ganglienzelle gegangen sind.

In den *Ganglienzellen* habe ich auf Methylenblaupräparaten nie etwas von Primitivfibrillen sehen können. Sie sind meist, wenn überhaupt gefärbt, ganz dunkel. Mit meinen Primitivfibrillenmethoden wird auch in der Regel nicht allzuviel erreicht. Man kann feststellen, dass in den Ganglienzellen aller Gattungen Primitivfibrillen enthalten sind, man kann auch feststellen, dass die durch den Axenfortsatz in die Zellen eintretenden Fibrillen in denselben ein Netz bilden; aber mit der Vollständigkeit, wie es bei Hirudo gelingt, habe ich die Netze in den Zellen nie darstellen können. Die Ganglienzellen von Carcinus enthalten (wie die der meisten Thiere) einen mehr oder weniger in der Mitte liegenden Kern mit schwachem Chromatingerüst und einem (bisweilen zwei) sehr dunkel tingirbaren Nucleolus, der der Kernmembran meist anliegt und abgeplattet ist. Um den Kern herum zeigt das Protoplasma der Zelle gewöhnlich einen nicht oder nur schwach färbbaren, also hellen Hof. Der übrige Theil des Protoplasmas bis zur Peripherie der Zelle hin färbt sich in der Regel sehr dunkel infolge einer grossen Menge chromatischer Einlagerungen (Nisl'sche Schollen). Diesen Theil nenne ich, dem Beispiel Apáthy's folgend, die „chromatische Zone". Sie besteht aus einzelnen kleinen dunkeltingirbaren Körnchen, welche mehr oder weniger wabenartig angeordnet sind, sodass zwischen ihnen hellere Höfe (Vacuolen) frei bleiben (Tafel XVI, Fig. 11 und 15). (Die kleinen Ganglienzellen des Gehirns, die Cellulae globuli anteriores und posteriores enthalten nur wenig oder gar kein Chromatin im Zellleib.) In den meisten Primitivfibrillenpräparaten trifft man nun viele Zellen, bei denen in den granulirten Vacuolenwänden sehr scharfe Fibrillen hervortreten (Tafel XVI, Fig. 15). Sie sind aber immer nur auf kurze Strecken zu verfolgen und sehr selten wird eine Verästelung von ihnen bemerkt. Warum sie sich in der Regel nur auf so kurze Strecken färben, ist mir ganz räthselhaft. In Fig. 11 ist eine Ganglienzelle abgebildet, bei welcher vier Primitivfibrillen aus dem Axenfortsatz in den Zellleib hinein zu verfolgen sind. Hier verlaufen sie innerhalb der chromatischen Zone und zwar immer in der Wand der Vacuolen und gehen unter einander netzförmige Verbindungen ein. Es scheint mir, als ob in den meisten Zellen dieses Typus nur die queren Verbindungen (siehe Fig. 15) der meridional verlaufenden Fibrillen ge-

färbt werden, während die Meridianfasern selbst ungefärbt bleiben. In anderen Zellen (Tafel XVI, Fig. 8) sieht man Fibrillen in zwei Kreisen um den Kern herum liegen, der eine liegt dem Kern nahe, an der inneren Grenze der chromatischen Zone, der andere ganz an der Peripherie der Zelle. Zwischen beiden Kreisen sieht man radiale Verbindungsfibrillen verlaufen. Es ist möglich, dass diese Zellen, wenn alle Fibrillen gefärbt wären, dem Typus *k*, welchen Apáthy bei Hirudineen beschrieben hat, gleichen würden. Ich bilde zum Vergleich eine Zelle dieses Typus, welche sich in einem meiner Hirudopräparate findet, in Tafel XVII, Fig. 2 ab. Das was das deutliche Hervortreten der Primitivfibrillen durch seine dunkle Eigenfärbung und das Zustandekommen einer guten Fibrillenfärbung in den Zellen durch das Ansichreissen des meisten Farbstoffes verhindert, ist die chromatische Substanz des Zellleibes. Man findet nun nicht so sehr selten Zellen, welche gar keine chromatische Substanz enthalten, offenbar Zellen, welche im Absterben waren oder sogar schon todt waren, als das Gewebe fixirt wurde, da in diesen Zellen auch der Zellkern undeutlich und geschrumpft ist. In diesen findet man nun regelmässig ein sehr deutliches Fibrillennetz (Tafel XVI, Fig. 12). Man mag mir einwenden, dass dies eben keine normalen Zellen sind und daher die Gefahr des Kunstproductes nahe liegt. Ich halte es aber doch für sehr unwahrscheinlich, dass sich hier ein Kunstproduct bilden sollte, das in anderen todten Zellen nicht auftritt, ein Kunstproduct, das genau dem gleicht, was man in normalen Ganglienzellen anderer Thiere (Hirudo, Lumbricus u. s. w.) darstellen kann.

Welche Rolle spielen die Primitivfibrillen bei den nervösen Vorgängen?

Apáthy zieht aus der Thatsache, dass alle Nervenfasern individualisirte Primitivfibrillen enthalten, dass dieselben in die Sinneszellen eintreten und sich innerhalb der Muskelfasern und aller anderen innervirten Zellen verzweigen und schliesslich in den Ganglienzellen ganz characteristische Gitter bilden, den Schluss, dass diese fibrillären Elemente das leitende Element im Nervensystem sind. Aus dem Verhalten dieser Fibrillen zu den Ganglienzellen folgert er in Uebereinstimmung mit der Lehre von den centralen Qualitäten der Ganglienzelle, wie sie jetzt gang und

gäbe ist, dass die Ganglienzellen das eigentliche Centralorgan seien, dass in ihnen der Reflexbogen zu Stande käme, dass in ihnen der Nervenstrom erzeugt werde. Er sieht die Ganglienzelle an als ein Kraftdepot, welches in die Leitungsbahn der Nervenfasern eingeschaltet ist „wie die einzelnen stromerzeugenden Elemente der elektrischen Batterie in den ununterbrochen leitenden Verlauf der Telegraphendrähte“ (1. Seite 507). „Die Ganglienzellen produciren das was geleitet werden soll . . .“ „Die Ganglienzellen erzeugen aber nicht nur einen constanten Strom, den Tonus, sondern sie reagiren auch auf die Perception der durch äussere Einflüsse, die Reize, verursachten Aenderungen des Tonus mit quantitativen, vielleicht auch qualitativen weiteren Aenderungen desselben.“

Ich bin nun zwar davon überzeugt, dass die Primitivfibrillen wirklich das leitende Element im Nervensystem sind, bin mir aber vollkommen klar darüber, dass anatomische Thatsachen keine bindenden Schlüsse auf eine Function zulassen. Die Function eines Organs kann aus anatomischen Befunden wohl wahrscheinlich gemacht, aber niemals bewiesen werden. Der einzige Weg, auf dem die Function eines Organs sicher gestellt werden kann, ist das physiologische Experiment und das ist hier unmöglich, denn es wird auch dem geschicktesten Operateur niemals gelingen, die Primitivfibrillen einer Nervenfaser zu durchschneiden, ohne die ganze Faser zu zerstören. Einen gewissen Aufschluss darüber, ob die Primitivfibrillen das leitende Element sind oder nicht, giebt mein Experiment der totalen Isolirung eines Neuropilstückes von den zugehörigen Ganglienzellen (4. Seite 629). Es ist absolut nicht beweisend, aber es macht doch die leitende Natur der Primitivfibrillen wahrscheinlicher. Zugleich ist es geeignet, die zweite Behauptung Apáthy's, welche sich mit der allgemeinen Anschauung deckt, dass nämlich die Ganglienzellen das eigentliche Centralorgan sind, zu entkräften.

Ich will das Experiment kurz wiederholen: Durchschneidet man den Nerv der zweiten Antenne am Austritt aus dem Gehirn, so wird sie vollkommen gelähmt. Sie hängt schlaff herab und wird auf keinen normalen Reiz bewegt. (Nur bei sehr kräftigem Drücken oder bei electrischer Reizung treten idiomuskuläre Zuckungen auf, wie ja auch nicht anders zu erwarten ist.)

Reinigt man bei einem Thier die Neuropile der zweiten Antenne von allen ansitzenden Ganglienzellen und trennt sie vom übrigen Nervensystem durch einen Cirkulärschnitt und Durchschneidung der Schlundcommissur ab, so dass jetzt der Nerv der zweiten Antenne nur noch mit seinen der Ganglienzellen *total entbehrenden* Endstätten (Neuropilum Antennarii II mediale, laterale und posterius) zusammenhängt, dann behält die zweite Antenne ihren Tonus und ihre Reflexerregbarkeit. Sie hängt nicht schlaff herab, sondern wird steif in der normalen Lage gehalten. Auf Reiz wird sie eingeklappt und nachher wieder beim Aufhören des Reizes vorgestreckt. Es geht daraus mit Sicherheit hervor, dass die Ganglienzellen zum Zustandekommen von Reflexen nicht nothwendig sind, dass entweder der Reflexbogen überhaupt nicht durch die Ganglienzelle geht oder wenigstens nicht hindurch zu gehen braucht. Ferner geht daraus hervor, dass die Ganglienzelle mit dem Tonus der Muskeln nichts zu thun hat, dass der dauernde Einfluss, den das Centralnervensystem auf die Muskulatur ausübt, indem er sie in Spannung erhält, nicht in den Ganglienzellen erzeugt wird.

Der Antennarius II enthält centripetale (receptorische Fasern) und centrifugale, motorische Fasern. Wir sind durch dies Experiment gezwungen, anzunehmen, dass der Reiz, welcher durch die unbeschädigten receptorischen Elemente dem Neuropil zugeführt wird, direct, ohne durch die Ganglienzellen der motorischen Elemente zu gehen, auf die peripheren motorischen Fasern übergeleitet werden kann. Da es nun Primitivfibrillen d. h. individuell zu verfolgende Fasern giebt, welche vom Neuropil direct in die peripheren motorischen Fasern einströmen, ohne die Ganglienzellen zu passiren, so ist es wahrscheinlich, dass der Reflex auf dieser darstellbaren Bahn geht, mit andern Worten, es ist wahrscheinlich, dass die Primitivfibrillen das leitende Element des Nervensystems sind. (Siehe das Schema Tafel XVII, Fig. 3.) Man könnte hiergegen immer

einwenden, dass ja auch die homogene Perifibrillärsubstanz, welche die Primitivfibrillen begleitet, das leitende Element sein könnte. Dies ist aber ebenso unwahrscheinlich, als wenn ein Mensch, der von Electricität nichts weiss, das homogene Zwischenmedium der in einen electrischen Kabel verlaufenden Drähte für das leitende Element ansehen wollte. Es spricht aber auch der anatomische Befund dagegen. Wie ich vorher angegeben, lässt es sich nicht nachweisen, dass die Perifibrillärsubstanz die Primitivfibrillen auf allen ihren Wegen begleitet (auch Apáthy); es scheint vielmehr so, als ob der perifibrilläre Mantel dort aufhört, wo die Primitivfibrillen in das Neuropil zur Bildung des Elementargitters austreten (Tafel XVI, Fig. 1 *o* und *n*).

Der Weg, auf dem der Reiz von einer receptorischen auf eine motorische Primitivfibrille übergeht ist, wie für mich ganz feststeht, ein continuirlicher. Die Primitivfibrillen der receptorischen Nervenfasern lösen sich im Neuropil in ihre Elementarfibrillen auf, und diese gehen continuirlich in Primitivfibrillen der motorischen Elemente (und auch der Commissurelemente) über. Hierbei muss es zu der Bildung eigentlicher Netze oder Gitter kommen (siehe das Schema Tafel XVII, Figur 3), so dass im Grunde alle Elemente des Nervensystems in einem continuirlichen Zusammenhang stehen. — Mit dieser Annahme fällt der Begriff des Neurons, der nervösen Einheit, welche gegen alle anderen nervösen Elemente isolirt abgesetzt sein soll. Diese Hypothese der gegeneinander isolirten Neurone wurde aufgebaut, weil man auf Grund der Golgi'schen Methode erkannte, dass die ursprünglich angenommenen breiten protoplasmatischen Brücken zwischen den Ganglienzellausläufern nicht existirten. Aber eben diese Methode gibt auch nur unvollkommene Bilder; sie vermag nur die äusseren Hüllen der wahrscheinlich leitenden Substanz, nicht sie selbst darzustellen. Die mit ihr gewonnenen Resultate müssen corrigirt werden auf Grund dessen, was mit den Methoden Apáthy's und der meinigen erreicht werden kann; die Neurontheorie muss der Continuitätstheorie wieder weichen. Ich behalte aber im folgenden das Wort Neuron bei, weil man eine Bezeichnung für das haben muss, was mit einer Ganglienzelle in leicht sichtbarem Zusammenhang steht. Vom Axencylinder und den dickern Protoplasmafortsätzen kann man erkennen, sie gehören zum Ausbreitungsgebiet

dieser oder jener Ganglienzelle; dort wo sie sich aber in die feinsten Zweige auflösen, ist nicht zu entscheiden, welcher Theil zu dieser, welcher Theil zu jener Ganglienzelle gehört. Man weiss nicht, wo das eine Neuron aufhört, wo das andere anfängt. Zwischen den einzelnen Neuronen existirt also nach dieser neuen Formulirung ein intermediäres Gebiet, welches weder zu dem einen, noch zum andern gerechnet werden kann; es ist das Elementargitter.

Dieses Gitter ist nun aber sicher nicht, wie Apáthy annimmt, diffus. Wäre es diffus, so wäre jede Möglichkeit der Erklärung nervöser Processe unmöglich, und die isolirte Leitung der Nervenströme zum Centralorgan hin und vom Centralorgan fort wäre ganz unnöthig, wenn doch alles im Centralorgan diffus durcheinander gemischt würde. Wäre es diffus, so würde aber auch das Nervensystem ganz anders aussehen. Wie wir annehmen dürfen, wählt die Natur in der Regel die einfachsten Mittel. Um alles diffus durcheinander zu mischen, denn nur das könnte der Zweck eines diffusen Elementargitters sein, brauchten sich die Primitivfibrillen nur gleich beim Eintritt in die Centralsubstanz in ein diffuses Elementargitter aufzulösen. Dies thun sie aber nicht. Sie laufen zu ganz bestimmten Stellen, um erst an diesen sich zu verzweigen. — Die Bahn, in der die Primitivfibrillen verlaufen, sind die Nervenfasern, und ein Blick auf meine Tafeln (z. B. Tafel XXVII im ersten Theil dieser Arbeit [4]) genügt, um zu zeigen, dass sich die Nervenfasern nur an ganz bestimmten Stellen auffasern, dass also auch die Primitivfibrillen dieser Fasern nur an diesen Stellen in's Neuropil austreten und nur mit den Primitivfibrillen derjenigen Neurone in directe Continuität treten können, welche sich in derselben Gegend verzweigen. Es ist also unmöglich, dass das Elementargitter diffus ist.

Wenn wir annehmen, dass die Primitivfibrillen das leitende Element sind — und die Annahme ist berechtigt —, so müssen wir jedes Neuron als ein ganz complicirtes Gebilde ansehen, als ein Kabel, welches eine Menge von Leitungsbahnen enthält, die die verschiedensten Punkte des Centralnervensystems mit einander verbinden, die in den verschiedensten Richtungen leiten. Wir müssen aufhören, das Neuron als eine physiologische Einheit zu betrachten, müssen zugeben, dass ein und dasselbe Neuron

vieler Thätigkeiten fähig ist, je nachdem welche Fibrillenbahn in Function tritt. (So kann z. B. eine Fibrille eines motorischen Neurons in Thätigkeit sein, ohne dass ein motorischer Effect im peripheren Gebiet dieses Neurons entsteht. Siehe die Fibrille *r* in Tafel XVI, Fig. 1.) Zwar kenne ich den Verlauf des leitenden Elements, der Fibrillen, nur in einigen wenigen Neuronen und auch hier immer nur theilweise; trotzdem glaube ich auf Grund der Kenntnisse, die ich von ihnen besitze, Schlüsse ziehen zu dürfen, da ich die Bahnen, in denen sie laufen, kenne und weiss, dass überall da, wo ich sie in ihren Bahnen (den Nervenfasern und ihren Verzweigungen) differenziren konnte, Fibrillen alle Hauptheile des Neurons mit einander verbinden. Ich darf daher annehmen, dass in einem motorischen Neuron von allen grösseren Zweigen Fibrillen zum Muskel, zur Ganglienzelle und zu anderen Seitenzweigen führen, dass in einem Commissurelement alle Punkte, an denen es sich verzweigt, auch unter einander durch Primitivfibrillen verbunden sind.

Ueber das Zustandekommen der einfachsten Reflexe.

Man hat sich früher das Zustandekommen von Reflexen in der Weise vorgestellt, dass der Reiz, welcher von der Peripherie dem Centralorgan durch centripetale Fasern zugeleitet wird, in der Centralsubstanz auf breiten continuirlichen Bahnen in die motorischen Elemente übertritt und zum Muskel weitergeleitet die Reflexbewegung hervorruft. Erst später kam dann die Ansicht auf, dass die Ganglienzelle der Ort sei, wo der zugeleitete Reiz durch eine Zustandsänderung den motorischen Impuls hervorriefe. Nur wenige Forscher, besonders Schiff, haben bis in die neueste Zeit die centrale Function der Ganglienzellen geleugnet. Durch die neueren Methoden, besonders durch die Golgi'sche Schwarzfärbung und die Ehrlich'sche Methylenblaumethode, gelangte man zu der Ansicht, dass eine Continuität der Nervenelemente, wie sie früher angenommen wurde, nicht bestände. Man fand, dass die Ausläufer der Ganglienzellen, die Dendriten sich in feine und feinste Aeste auflösen, ebenso wie die Axenfortsätze, konnte aber einen directen Zusammenhang dieser feinsten Zweige unter einander nicht feststellen. Da man nun oft die feinen Zweige mit kleinen Knöpfchen endigen sah, kam man zu der Hypothese, dass der ganze Ausläufercomplex einer Ganglienzelle ein isolirtes Gebilde dar-

stellte (Neuron) und dass die Neurone zueinander nur in soweit in Beziehung träten, als die kleinen Endknöpfe sich direct an einander legten. Zwischen diesen Knöpfen sollte der Nervenstrom überspringen. Dieser Berührungs- oder Contiguitätstheorie hatte auch ich mich angeschlossen, stellte aber die Behauptung auf, dass bei den niedrigen Thieren das Nervensystem in Form weitmaschiger Netze mit continuirlichen, breiten Verbindungen der Ganglienzellen aufträte und dass diese Netze bei den höheren Thieren neben dem System der isolirten Neurone in bestimmten Organen fortbestände (6). (Derartige Netze waren schon von andern bei Wirbelthieren und Wirbellosen beobachtet und sind in neuester Zeit von Holmgren und Apáthy (1) beschrieben worden.) Es fehlte aber nicht an solchen, die auch für die feinen Verzweigungen im Centralnervensystem der höheren Thiere an der Continuität festhielten (Apáthy, Dogiel). Von Anatomen und Physiologen (siehe Exner [7]) wurde aber die Ganglienzelle als der Mittelpunkt aller nervösen Vorgänge angenommen, ja die centrale Function der Ganglienzelle, des kerntragenden Theils des Neurons, als ausser allem Zweifel stehend betrachtet. Durch mein Experiment der Ausschaltung der Ganglienzellen ist erwiesen, dass ihnen diese Wichtigkeit nicht zukommt, und nach den Resultaten von Apáthy und mir scheint es höchst wahrscheinlich, dass auch im Centralnervensystem der höheren Thiere die Neurone per continuitatem auf dem Wege der Primitivfibrillen miteinander verbunden sind.

Wir müssen also zusehen, wie wir ohne Rücksicht auf den Deus ex machina den Zellkern nur aus den Thatsachen, die über das wahrscheinlich allein leitende Element des Nervensystems, die Primitivfibrillen vorliegen, die Reflexvorgänge erklären können:

Als die phylogenetisch älteste Form des Nervensystems müssen wir die Nervennetze ansehen, wie wir sie bei Ctenophoren (6), Medusen, Actinien (Hertwig) im Darm (Pondobdella [1]) und der Haut von Würmern (Sagitta, Hertwig), in der Haut von Crustacen (ich) und Raupen (Holmgren), in der Haut und an den Gefässen der Wirbelthiere (Dogiel, ich Timofeef) vorfinden. Die Ganglienzellen sind hier pluripolar und sind durch breite protoplasmatische Brücken, welche der Seitenzweige fast entbehren, verbunden und zwar so, dass immer die zunächst liegenden miteinander in Continuität stehen. In

dieses Netz gehen vermuthlich an allen Stellen (im Froschgaumen konnte ich dies nachweisen) von der Peripherie kommende (receptorische) Fasern hinein, während motorische das Netz verlassen. Bei diesen Netzen fehlt das Neuropil und die langen Fasern, welche entfernte Punkte des Nervensystems miteinander verbinden. Alle Reize müssen, um an einen entfernten Ort zu kommen, das ganze Netz mit all seinen Zellen durchlaufen. Für das Nervennetz im Darm von Pondobdella, welches aber jedenfalls schon vom Grundtypus dieser Netze abweicht und einen höheren Grad von Differenzirung zeigt, ist der Verlauf der Primitivfibrillen durch die schöne Untersuchung A p a t h y's (1) bekannt geworden. Die Stellen, an denen nun hier die Primitivfibrillen, welche von verschiedenen Seiten her kommen, miteinander in Verbindung treten, liegen vorzugsweise in den Zellen, indem hier perinucleäre Fibrillengitter gebildet werden. Da sie nur hier in Verbindung treten, so kann auch nur hier der Reiz, welcher durch eine receptorische Primitivfibrille in das Nervennetz hineingebracht wird, auf motorische Fibrillen übergehen, es muss also in diesen perinucleären Netzen der Reflexbogen zu Stande kommen. (Eine Betheiligung des Zellkerns ist dabei als unbewiesen zurückzuweisen. Er bildet nur den Mittelpunkt des Fibrillengitters, weil er im Centrum der Zelle liegt und die Fibrillen durch die protoplasmatischen Brücken von mehreren Seiten in die Zellen eintreten.) Die Zellen entsprechen hier der Summe von Ganglienzellen und Neuropil beim Centralnervensystem der höheren Thiere, die Verbindungsbrücken entsprechen den Nerven und Commissurfasern, es muss also alles, was beim höher entwickelten Nervensystem sich in Ganglienzelle und Neuropil abspielt, in dem Zellgitter vor sich gehen. (Siehe das Schema Taf. XVII Fig. 4.) Ein solches Netz kann nun, da die receptorischen Primitivfibrillen, welche in das Netz eintreten, in der nächst gelegenen Zelle sich im perinucleären Gitter aufsplittern, eventuell auch noch bis zur nächsten Zelle verlaufen (die blauen Fibrillen im Schema), und da dasselbe von den motorischen Primitivfibrillen gilt, nur ganz diffuse Reflexe vermitteln. Ein Reiz, der z. B. durch die receptorische Fibrille r des Schemas in das Nervennetz tritt, wird am meisten den Muskel m, weniger stark den Muskel m_1 und am wenigsten den Muskel m_2 erregen, da zu diesen hin der Reiz nur nach Durchwanderung mehrerer Gitter gelangt. Zwar kom-

men, wie Apáthy gezeigt hat, Fibrillen vor, welche des Gitter einer Zelle meiden und zur nächsten oder übernächsten Zelle gehen, aber einmal können auf diese Weise locale Reflexe an einem ganz entfernten Ort doch nicht stattfinden und dann glaube ich, dass das von ihm beschriebene nicht mehr das einfachste Stadium des Nervennetzes ist. Für diffuse Reflexe (peristaltische Bewegungen, Gefässcontractionen u. s. w.) ist diese Art des Nervensystems sicher sehr zweckmässig, den Anforderungen aber, die bei complicirteren Reflexvorgängen gestellt werden, kann es nicht genügen.

Damit auch lokale Reflexe und die verschiedenartigsten Combinationen, wie wir sie von höheren Thieren kennen, zu Stande kommen konnten, mussten die Primitivfibrillen von einer Stelle zu den verschiedensten Punkten des Nervensystems gelangen können, um die Möglichkeit zu haben sich in den mannigfaltigsten Combinationen miteinander zu verbinden. So entstanden die langen Bahnen und die weit ausgedehnten Verzweigungen der einzelnen Nervenfasern mit gleichzeitiger Vertheilung der von einem Punkte kommenden (Receptionsorgane) oder zu einem Punkte gehenden (Muskeln) Primitivfibrillen. Die Gitterbildung der Primitivfibrillen, d. h. die Stellen, wo die Primitivfibrillen einer receptorischen Bahn in eine motorische Bahn continuirlich übergehen, konnte in den Ganglienzellen lokalisirt bleiben, sie konnte aber auch aus ihnen herausverlegt werden. Mit der zunehmenden Complication der Lebenserscheinungen und somit des Nervensystems wurden die Ganglienzellen immer mehr auf einzelne Punkte concentrirt und die Wege, welche die Primitivfibrillen zurückzulegen hatten, um in die Ganglienzellen zu gelangen, wurden immer grösser. Daher kam es im Verlauf der Phylogenie, dass sich auch an andern Punkten als in den Ganglienzellen Fibrillengitter ausbildeten, dass die Stellen des Reflexbogens aus der Ganglienzelle herausverlegt wurden. So entstand das Neuropil, das freie (aber nicht diffuse) Elementargitter in der Centralsubstanz des Nervensystems. Bei der bekannten Zähigkeit, mit der altererbte Formverhältnisse in der Thierreihe bewahrt werden, ist es nicht zu verwundern, dass nicht mit einemmal das Elementargitter, das wir bei den Nervennetzen allein in den Zellen fanden, aus den Ganglienzellen herausverlegt wird, sondern, dass wir diesen Process der Verlegung bei den verschiedenen Thieren auf den

verschiedensten Entwicklungsstufen treffen. So finden wir im Centralnervensystem der Würmer die Masse des Neuropils im Vergleich zur Masse der Ganglienzellen sehr klein. Die Ganglienzellen enthalten sehr reichliche Fibrillennetze und fast alle Primitivfibrillen, welche zu Muskeln führen (motorische Primitivfibrillen A p á t h y 's), sammeln sich aus Zellgittern [Pontobdella, Lumbricus (A p á t h y), Hirudo (A p á t h y, i c h]. Bei Crustaceen tritt die Masse der Ganglienzellen weit hinter der des Neuropils zurück. Das Elementargitter ist sehr dicht, nur wenig Primitivfibrillen treten in die Ganglienzellen ein und bilden hier Gitter; bei weitem die meisten aller Primitivfibrillen der peripheren motorischen Nervenfasern (und auch der Commissurelemente) sammeln sich aus dem Elementargitter, ohne in ihrem Verlauf Zellen zu passiren. Bei Wirbelthieren ist die Masse des Neuropils gegenüber der der Ganglienzellen noch grösser. Hier liegen die Verhältnisse aber insofern anders als bei den vorher erwähnten Thieren als die Ganglienzellen multipolar sind und inmitten des Neuropils liegen, so dass sie meist in der Bahn der Primitivfibrillen liegen, also als Durchgangspunkt dienen. Soweit ich sehe, ist hier aber die Verlagerung des Fibrillengitters fast vollkommen durchgeführt, indem wenigstens in den motorischen Ganglienzellen und den Zellen der Grosshirnrinde überhaupt keine Fibrillengitter zu existiren scheinen. (Bei den Nervennetzen und dem Centralnervensystem der Hirudinen würde also das Experiment der Ausschaltung des kerntragenden Theils eine vollkommene Lähmung ergeben müssen, weil alle oder die meisten Primitivfibrillen sich in diesen Theilen miteinander verbinden, bei den Wirbelthieren, weil die Ganglienzellen Durchgangspunkt fast aller Fibrillen sind.)

Carcinus steht also auf einer ziemlich hohen Stufe; da aber noch ein immerhin erheblicher Theil der Fibrillen innerhalb der Ganglienzellen ineinander übergeht, so muss untersucht werden, welche derjenigen einfacheren Functionen, welche das Nervensystem ausübt, im Elementargitter des Neuropils, welche im Fibrillengitter der Ganglienzellen lokalisirt sind.

Wir wissen, dass das Nervensystem in Bezug auf die Muskulatur einer Extremität folgende Einflüsse ausübt, welche nach Durchschneidung des peripheren Nerven fortfallen. (Ich fasse hier gleich den speziellen Fall der 2ten Antenne von Carcinus in's Auge, doch gilt das Folgende ja auch ganz im allgemeinen für alle antagonistisch bewegten Organe):

1. Die Muskulatur steht unter einem dauernden Tonus, d. h. die Antagonisten werden in einer gleichmässigen, coordinirten Spannung erhalten, so dass die Extremität nicht schlaff herabhängt.

2. Auf gewisse Reize hin, welche an der Peripherie angesetzt werden, tritt eine Reflexbewegung ein (in unserm Fall eine Krümmung oder Einklappung der 2ten Antenne), bei welcher die Flectoren das bewegende Organ sind.

3. Beim Aufhören des Reizes tritt eine Restitutio ad integrum ein, indem die Extensoren die Extremität (die 2te Antenne) wieder in die vorherige Ruhelage zurückbringen.

4. Bei der Flexion und bei der Extension wird der Tonus der jeweiligen Antagonisten ganz oder bis zu einem gewissen Grade aufgehoben, d. h. die Wirkungen der antagonistisch arbeitenden Muskeln wird vom Centralorgan aus coordinirt. (Ganz sicher findet ein Erschlaffen statt, wenn der eine Muskel sich eben contrahirt hat und nun der Antagonist in Thätigkeit tritt. Die Extension wäre sogar ohne ein Erschlaffen der Flectoren ganz unmöglich, da die Flectoren kräftiger sind als die Extensoren (im gegebenen Fall). Ich glaube aber, dass es auch bei der Bewegung aus der Ruhelage angenommen werden muss. Wir wissen zwar, dass bei vielen antagonistischen Bewegungen ein mässigendes Eingreifen der Extensoren bei der Flection und der Flectoren bei der Extension eintritt. Diese Untersuchungen beziehen sich aber alle auf höhere Thiere und wir wissen nicht, in wie weit dies auch für niedere Thiere, speziell Carcinus in Betracht kommt. Bei einigen Organen muss dies wohl sicher angenommen werden, speziell bei den Bewegungen der Beine, ob aber auch bei der 2ten Antenne, das steht dahin).

5. Es tritt nicht bei jedem Reiz eine Reflexaction ein, der Reiz muss vielmehr eine gewisse Stärke haben; es existirt eine Reflexschwelle. Der Schwellenwerth kann schwanken bei verschiedenen Individuen derselben Art und beim selben Thier je nach Ernährungszustand, Temperatur u. s. w. Die Reflexaction ist bei verschieden starken Reizen verschieden gross; es besteht also in bestimmten Grenzen eine Proportion zwischen Reizstärke und Reflexgrösse. Wird ein Reflex oftmals hinter einander wiederholt, so erhöht sich die Reflexschwelle; es ist ein grösserer Reiz nöthig um den Reflex auszulösen als anfangs und

die Ausschläge werden geringer (Ermüdung). Bei wiederholter Anwendung eines subnormalen Reizes (der an und für sich als Einzelreiz noch keinen Effect hervorbringt) kann eine Reflexaction entstehen (Summation der Reize).

6. Die Reflexaction kann vom Centralorgan aus und durch Ansetzung von Reizen an anderen Körperstellen gehemmt werden.

Bei meinem Experiment der Ausschaltung aller Ganglienzellen, welche an den Neuropilen der 2ten Antenne sitzen, zeigte sich nun 1—4 unverändert; die Antenne zeigte Tonus, auf Reiz trat eine wohlgeordnete Reflexbewegung ein und beim Nachlassen des Reizes die Rückbewegung zur Ruhestellung. Auch eine Reflexschwelle war noch vorhanden, doch lag sie tiefer als beim normalen Thier; die Reflexerregbarkeit war erhöht. Auch bestand noch eine Proportion zwischen Reizstärke und Reflexgrösse, nur dass die grösseren Reflexactionen, z. B. das mehrmals Hintereinanderauftreten des Reflexes auf einen Reiz hin, bei geringerem Reiz eintrat, als beim normalen Thier. Da nun bei einer so eingreifenden Operation eher eine Erhöhung der Reflexschwelle zu erwarten ist, als eine Erniedrigung, so ist man vielleicht berechtigt diese Erhöhung der Reflexerregbarkeit auf Rechnung des Fortfalls der Ganglienzellen zu setzen. Man kann also sagen — ohne dass dies aber bewiesen ist —, dass das Primitivfibrillengitter in den motorischen Ganglienzellen von Carcinus eine reflexhemmende Function ausübt. (Zuleitungen von andern Theilen des Gehirns, welche bei der Operation durchschnitten werden, kann diese Reflexhemmung nicht zugeschrieben werden, da bei derselben Isolirung der Neuropile ohne Fortnahme der Ganglienzellen (4. Seite 635) eine Erhöhung der Reflexerregbarkeit nicht constatirt werden kann). Bei oftmals wiederholtem Reiz tritt wie normal Ermüdung ein (Erhöhung der Reflexschwelle) und eine Summation subnormaler Reize war deutlich zu constatiren. Es sind also fast alle Functionen, welche das Nervensystem in Bezug auf den Muskelapparat ausübt, bei Carcinus ohne den Kern tragenden Theil des Neurons und ohne das Fibrillengitter der Ganglienzellen möglich. (Es soll nicht behauptet werden, dass es nun festgestellt sei, dass der Ganglienzelle an sich und ihrem Kern gar keine Rolle beim Zustandekommen der nervösen Vorgänge zukommt. So lange es aber nicht experimentell

bewiesen wird, dass sie eine Rolle spielen, so lange wird man versuchen müssen alle nervösen Vorgänge ohne sie zu erklären.)

Ehe ich nun versuche, diese Functionen aus dem Verhalten der Primitivfibrillen zu erklären, muss ich untersuchen, ob alle diese Vorgänge sich allein im Bereich der motorischen und receptorischen Bahnen abspielen, oder ob dabei auch Commissurelemente, wie man gewöhnlich annimmt, eine Rolle spielen.

Wie ich im ersten Theil dieser Arbeit (4. Seite 629 und und 633) gezeigt habe, hört nach Fortnahme der Ganglienzellen motorischer Neurone die Reflexerregbarkeit am dritten, spätestens am vierten Tage auf. Ich glaube bewiesen zu haben (4. Seite 635), dass dies allein auf die Fortnahme der Ganglienzellen zu beziehen ist, indem ich annehme, dass die Ganglienzelle (und hierin wahrscheinlich der Kern) einen trophischen Einfluss auf das ganze Neuron ausübt, so dass die Function der übrigen Theile des Neurons die Fortnahme der Ganglienzelle nur kurze Zeit überdauern kann. Diese Ansicht von der hauptsächlich trophischen Function der Ganglienzellen wurde gestützt durch das Experiment an den Cellulae superiores mediales, nach deren Fortnahme zunächst eine Aenderung im Verhalten des Thieres nicht zu constatiren ist, nach etwa 2 Tagen aber schnell eintritt. Da diese Zellen in der überwiegenden Mehrzahl Commissurelementen angehören, so lernen wir aus diesem Versuch, dass auch die Commissurelemente nur noch kurze Zeit functioniren können, nachdem sie der Zellen beraubt sind, dass sogar diese Zeit im Durchschnitt kürzer ist als bei motorischen Neuronen. Es gibt nun — soweit mir bekannt ist, und ich glaube diese Gegend sehr gut zu kennen — in den Neuropilen der 2ten Antenne keine Commissurelemente, welche sich nur auf dieses Gebiet beschränken. Es strahlen von vielen Seiten Commissurelemente in diese Neuropile ein, aber ihre Zellen liegen meist weit ab. Nur die Zellen der Commissurelemente cz_1 und vielleicht derjenigen von c_{11} (4 Tafel XXIX und Tafel XXVII) liegen in den benachbarten Ganglienzellpolstern. Von diesen kann cz_1 gar nicht in Betracht kommen, da es sich nur in einem der Neuropile verzweigt. C_{11} verzweigt sich dagegen im Neuropilum Antennarii II laterale und mediale. Da es sich aber auch in den medialen Oculomotorius-Neuropilen aufsplittert und in den Antennen-Neuropilen nur Verbindungen

herstellt, die ohnehin schon durch die Verzweigungen der motorischen Elemente selbst geschaffen werden, so glaube ich, auch diesem Element keine Bedeutung beim Zustandekommen der einfachen Antennenreflexe, um die es sich hier handelt, zuschreiben zu müssen. Schliesslich liegt die Zelle dieser Elemente wahrscheinlich im vordersten Theil der Cellulae inferiores mediales, welche bei der Isolirung der Antennen-Neuropile o h n e Fortnahme der Ganglienzellen nicht mit am isolirten Stück bleiben. Da nun bei dieser Operation (4. Seite 635) die Reflexe der 2ten Antenne bis zum 7. Tage nach der Operation (und wahrscheinlich noch länger) bestehen bleiben, in dieser Zeit aber alle von ihren Zellen getrennten Commissurelemente längst ihre Function verloren haben müssen, so glaube ich bestimmt, die vorhin erwähnten Functionen der Centralsubstanz, soweit sie den Muskelapparat angehen, allein in die motorischen und receptorischen Bahnen verlegen zu müssen.

Ich habe in dem Schema Taf. XVII Fig. 3 alles das, was ich über den Verlauf dieser Bahnen, soweit es die Primitivfibrillen angeht, weiss, und was ich aus Vergleich mit den Resultaten an andern Stellen des Nervensystems von Carcinus und Hirudo folgern muss, zusammengestellt. Blau sind diejenigen Primitivfibrillen gezeichnet, welche von den Receptionshaaren der Körperoberfläche kommend zum Centralorgan hingehen, roth die Primitivfibrillen, die zum Muskel gehen, die also in irgend einem Sinne motorisch sind, schwarz die übrigen. Auf der rechten Seite ist ein Receptionshaar I mit dem Kern der darunter gelegenen Receptionszelle (Sinnesnervenzelle) eingezeichnet, welches der 2ten Antenne angehören soll. Ich weiss, dass die receptorischen Nervenfasern der 2ten Antenne sich an einem ganz bestimmten Ort, dem Neuropilum Antennarii II posterius, vereinigen. (4. Taf. XXVI ant. I.) Hier werden also auch die in der Faser enthaltenen zahlreichen Primitivfibrillen (von denen es ganz gleich ist, ob sie alle von e i n e r Receptionszelle, oder, wie A p á t h y für Hirudineen nachgewiesen hat, von vielen herkommen) sich in ihre Elementarfibrillen auflösen (Taf. XVII Fig. 3 *N. a. p.*). An zwei andern circumscripten Stellen verzweigen sich die Receptionsfasern, welche durch den Tegumentarius von der Haut des Kopfes kommend in's Gehirn treten. (Im Schema Fig. 3 links. Receptionshaar II. *N. t.* [Neuropilum tegumentarii]).

Der 2te Antennennerv führt, wie ich gezeigt habe (4. Seite 479), zwei Arten von motorischen Elementen. Bei der einen (4. Taf. XXVII Fig. 1, Taf. XXVIII und Taf. XXIX Fig. 7 und 8 ant. II) gehören die Zellen zu den Cellulae angulares, bei den andern (Taf. XXVI, Taf. XXVII Fig. 1 u. Taf. XXIX Fig. 7 und 8 ant. III) zu den Cellulae inferiores mediales. Wie aus dem Versuch der Fortnahme der Cellulae angulares (4. Seite 333) hervorgeht, stehen die Elemente ant. II der Flexion der Antenne vor, die Elemente ant. III der Extension. Bei beiden Nervenelementen konnte gezeigt werden, dass sie sich erstens sehr stark in einem für jede Art charakteristischen Neuropilkern, dem Neuropilum Antennarii II laterale und mediale verzweigen (im Schema Taf. XVII Fig. 3 *N. a. l.* und *N. a. m.*), sowohl jedes in seinem eignen, als auch in dem des andern. Die Flectorenelemente geben nun starke Verzweigungen in das receptorische Antennen-Neuropil (*N. a. p.*) und in die beiden Tegumentarius-Neuropile (*N. t.*). Von den Extensorenelementen ist nur nachzuweisen, dass sie Fasern gegen die Tegmentarius-Neuropile senden, aber nicht, dass sie sich auch in dem receptorischen Antennen-Neuropil verzweigen. Doch ist anzunehmen, dass auch eine derartige Verbindung besteht, wenn man in Betracht zieht, dass andere Extensorenelemente (Oculomotoriuselement ocm_1 [4.] Tafel XXVI) sich in allen möglichen receptorischen Neuropilen verzweigen. Von den Flectorenelementen ist es nun erwiesen (Taf. XXVII Fig. 1), dass Primitivfibrillen in allen möglichen Richtungen die periphere Faser, die Ganglienzelle und die grösseren Zweige miteinander verbinden. Dasselbe muss für die Extensoren angenommen werden und dem entsprechend ist das Schema gezeichnet. (Wahrscheinlich ist aber der Fibrillenverlauf noch ein viel mannigfaltigerer.)

(Die Ganglienzellen lasse ich vorläufig ganz aus dem Spiel, da, wie erwähnt, die Neuropile auch ohne sie functioniren). Der *Tonus* der Muskeln geht verloren, wenn der periphere Nerv durchschnitten wird. Man könnte daher sagen, dass ein beständiger Reiz von den Receptionszellen dem Gehirn zugeführt und durch das Elementargitter *N. a. p.*, welches continuirlich in Primitivfibrillen der Flectoren und Extensoren (?) übergeht, auf die Muskeln durch die Fibrillen a und a_1 übertragen wird. Es ist hiergegen aber einzuwenden, dass bei dieser Annahme auch eine Herabsetzung des Muskeltonus eintreten müsste, wenn man den

Tegumentarius durchschneidet, da seine Receptionszellen in eben so innigem Zusammenhang mit den Antennenmuskeln durch die Primitivfibrillen d und d_1 stehen, wie jene. Ich habe etwas derartiges aber bisher nicht nachweisen können. (Es ist diese Auffassung aber durchaus nicht ganz von der Hand zu weisen.) Wir müssen also vorläufig annehmen, dass der Tonus im Neuropil oder im Elementargitter durch irgend einen uns unbekannten continuirlichen Reiz erzeugt wird, und da der Tonus coordinirt ist, d. h. da die Extensoren und Flectoren unter gleichem Tonus stehen, so ist anzunehmen, dass dieser continuirliche Reiz an einer Stelle ausgeübt wird, wo die Primitivfibrillen der Flectorenelemente und der Extensorenelemente in inniger Verbindung stehen; dies ist aber nur der Fall im Neuropilum Antennarii II mediale und laterale (Im Schema Taf. XVII Fig. 3. *N. a. m.* und *N. a. l.*)

Beim *Reflexvorgang*, der, wie ich gezeigt habe, auch ohne Ganglienzellen noch coordinirt vor sich geht, muss die durch den äusseren Reiz hervorgerufene und durch die im Schema blauen Primitivfibrillen dem Neuropil zugeleitete Zustandsänderung zweierlei hervorrufen: Einmal muss sie Primitivfibrillen der Flectoren so erregen, dass sie die Flectoren zur Contraction bringen, und andererseits muss sie den Tonus der Extensoren herabsetzen. Das erste wird auf dem nächsten continuirlichen Weg, nämlich durch die a-Fibrillen, geschehen. Das zweite könnte durch die a_1-Fibrille vermittelt werden oder, da deren Existenz ja nicht sicher feststeht, durch die schwarze e-Fibrille, das Elementargitter *N. a. l.* und die c_1-Faser. Da der Effect, den die Reizung auf die Flectoren und Extensoren ausübt, diametral entgegengesetzt ist, indem sie bei den einen Contraction, bei den andern Erschlaffung oder wenigstens nur ganz geringe und stetig abnehmende Contractionsgrade hervorbringt, muss man annehmen, dass entweder die Primitivfibrillen, durch die dieser Effect hervorgebracht wird, sich qualitativ voneinander unterscheiden, oder dass die Beziehungen, in die die in Function tretenden Primitivfibrillen zu den Muskelnfasern treten, ganz verschieden sind. Dies letztere scheint mir wahrscheinlicher.

Es wird im Allgemeinen angenommen, dass beim Reflexvorgang im Centralnervensystem eine neue Kraft hinzutritt, oder wenigstens, dass die zugeleitete Kraft umgewerthet wird, indem man behauptet, dass in den motorischen Ganglienzellen

durch den auf der sensiblen Bahn eintretenden Reiz ein qualitativ anderer (und auch stärkerer) Strom, der motorische Impuls, erzeugt und centrifugal zum Muskel fortgeleitet wird. Dass dies in der Ganglienzelle nicht geschehen kann, habe ich durch mein Isolationsexperiment erwiesen; ich glaube aber, dass überhaupt die Annahme eines neu auftretenden, qualitativ vom zugeleiteten verschiedenen Stromes unnöthig ist. Wir wissen, dass durch kleine Anstösse ausserordentlich grosse Kraftmengen ausgelöst werden können, dass durch ein kleines galvanisches Element eine grosse Menge Dynamit zur Explosion, durch den Flügelschlag einer Krähe eine mächtige Lawine zum Rollen gebracht werden kann. Warum sollen wir annehmen, dass im Centralnervensystem die kleine Energiemenge, welche durch einen receptorischen Nerv zugeführt wird, hier eine grössere Energie auslöst, die dann ihrerseits erst den Muskel in Thätigkeit setzt? Da gar keine Veranlassung vorliegt anzunehmen, dass im Elementargitter eine neue Kraft auftritt und die eintretende Kraft umgewerthet wird, so ist es viel wahrscheinlicher, dass die geringe Energiemenge, welche durch receptorische Fasern der Centralsubstanz zugeführt wird, im Elementargitter sich auf motorische Elemente vertheilt, durch diese den Muskeln zugeführt wird und erst hier, bis wohin sie qualitativ unverändert gelangt, die grosse Energie der Muskelcontraction auslöst.

Beim Aufhören des Reizes oder mehr oder weniger später findet eine Restitutio ad integrum statt, die Flectoren erschlaffen ganz oder fast ganz, und die Extensoren treten in Action. Die Extremität (hier die Antenne) gelangt wieder in die Ruhestellung. Wodurch wird dies ausgelöst? Ich glaube allein durch das Aufhören des Reizes. Das Aufhören eines Druckes auf die Receptionshaare, einer Belichtung des Auges u. s. w. muss genau so als Reiz wirken (was ja auch bekannt ist), wie die Unterbrechung eines constanten Stromes; und ebenso wie etwa das Loslassen des Gummiballes bei einem photographischen Objectivverschluss das Umgekehrte bewirkt, wie das Zusammendrücken desselben, so wird auch hier der Effect des Reizaufhörens umgekehrt wie der des Reizes selbst sein. Es werden die entgegengesetzten Primitivfibrillen in Action treten wie vorher. Statt der *a*-Fasern der Flectoren die

c-Fasern, statt der c_1-Fasern der Extensoren etwa die h_1-Fasern. (Ich muss hier übrigens, um Irrthümer zu vermeiden, bemerken, dass ich weit entfernt bin zu behaupten, dass die Vorgänge sich thatsächlich in dieser Weise und auf den gekennzeichneten Wegen abspielen. Ich will nur zeigen, wie sie sich auf Grundlage der Primitivfibrillen abspielen können. In Wirklichkeit ist ja die Mannigfaltigkeit der Fibrillenverbindungen viel grösser und damit wohl auch die Art und Weise des Functionirens viel complicirter.) Nur bei den Flectoren habe ich zwei Elemente gezeichnet um zu zeigen, (was auch sicher der Fall ist), dass sie im Neuropilum Antennarii II laterale (N. a. l.) (wie die Extensoren im Neuropilum Antennarii II mediale) unter einander in Verbindung stehen. Hier kommt es jedenfalls zu Stande, dass die motorischen Neurone einer Gattung unter einander in Coordination treten.

Die *Reflexschwelle* verlege ich in die receptorischen Neuropile, indem ich hier besondere Widerstände im Elementargitter nicht für unmöglich halte, aber auch sonst in den ganzen Weg von der Receptionsstelle zum Muskel. Bei jeder Kraft, welche fortgeleitet wird, geht auf dem Wege etwas verloren, je nach den Verhältnissen der Umgebung und den inneren Verhältnissen des Leiters mehr oder weniger (Schwanken in der Höhe der Reflexschwelle bei ein und demselben Thier und mehreren Exemplaren). Wenn der Reiz also sehr gering ist, so gelangt er gar nicht bis zum Ziel, dem Muskel, oder trifft hier so schwach ein, dass er ihn nicht mehr erregen kann. Im Elementargitter wird aber nun die Kraftmenge, welche durch die receptorischen Primitivfibrillen zugeleitet wird, nicht nur auf eine einzelne motorische Bahn übergeleitet, sondern sie vertheilt sich mit der Auflösung in Elementarfibrillen auf die motorischen Neurone der verschiedensten Systeme und auch auf Commissurelemente. Vermuthlich werden nun die Elementarfibrillenübergänge zu den motorischen Bahnen hin (sei es direct oder nach Durchwanderung von Commissurelementen), deren Muskeln auf äussere Reize sehr leicht reagiren, deren Schwellenwerth also niedrig ist (wie z. B. die ersten Antennen), sehr viel zahlreicher sein, als zu den träger reagirenden. Wie ich schon anfangs angegeben, halte ich es aber für wahrscheinlich, dass auch die Fibrillengitter in den Ganglienzellen hierbei eine Rolle spielen, indem durch die Fibrillen f des Schemas (Taf. XVII, Fig. 3) recep-

torische Reize zu den Zellen gelangen, hier auf die g-Fibrillen übergeleitet werden, welche dann im Muskel eine contractionshemmende Wirkung hervorrufen.

Da die Primitivfibrillen eine organische Substanz sind und bei der Thätigkeit, d. h. wenn sie Reize leiten, sich abbrauchen müssen, so ist es nicht wunderbar, dass nach oftmaliger Reizung eine Verschlechterung der Leitung, eine Erhöhung der Reflexschwelle, eine Ermüdung eintritt, und dass sie sich bei der Ruhe wieder erholen, indem die verbrauchten Stoffe durch das Blut fortgewaschen und neue Stoffe aufgenommen werden. — Wie ich gezeigt, ist auch die Summirung der Reize, für welche Erscheinung man in erster Linie immer die Ganglienzellen in Anspruch genommen hat, noch möglich nach Ausschaltung der Ganglienzellen. Wir müssen uns also vorstellen, dass auch sie allein im Bereich der Primitivfibrillen zu Stande kommt, ohne dass ein Sammeldepot für die einzelnen Reize besteht. Wir werden annehmen müssen, dass der erste Reiz den Weg bis zu einem gewissen Punkt bahnt, so dass der zweite den Weg mit weniger Kraftverlust durchläuft, und schliesslich der dritte oder vierte mit genügender Energie zum Muskel gelangt.

In ähnlicher Weise haben wir uns das Zustandekommen der einfachen Reflexe an anderen Orten des Nervensystems vorzustellen. Ehe ich auf diese näher eingehe, muss ich auseinandersetzen, welche Neurone ich für motorisch, welche für receptorisch, welche für verbindende (Commissurelemente) halte. Diejenigen Elemente, welche bestimmt von der Peripherie her Reize dem Nervensystem zuführen, sind zunächst die schon betrachteten Fasern des Tegumentarius, ein Theil der Fasern des Antennarius secundus, die Fasern des Otocystenbündels des Antennarius I (4. Taf. XXVII *an*, an_2 und an_3) und die sich T-förmig im Bauchmark verzweigenden Elemente (4. Taf. XXV s_1). Für sie ist typisch, dass sie mit keinen Ganglienzellen des Centralnervensystems in directer (grober) Verbindung stehen, und dass sie alle nur in einem ganz beschränkten Gebiet des Neuropils sich aufzweigen, dass sie nicht zu den motorischen Neuronen hingehen, sondern, dass die motorischen Neurone Verzweigungen in ihr Verzweigungsgebiet senden. Die Verzweigungen der receptorischen Fasern sind also immer auf ein Neuropil eines Ganglions (oder mehrerer Ganglien bei dem receptorischen Bauchmark-

elemente s_1) beschränkt; sie lösen sich an diesen Stellen in viele und feine Zweige auf, ohne stärkere Aeste abzugeben (wie unvollkommen gefärbte motorische oder Commissurelemente immer thun). Dies Verhalten ist so typisch, dass es als diagnostisches Mittel gelten darf. — Es fehlen noch diejenigen receptorischen Elemente, welche von den tangoreceptorischen Endorganen der ersten Antenne und des Augenstieles kommen. Aus dem anatomischen Befund der Präparation geht für die ersteren hervor, dass sie in dem einen (nicht von der Statocyste kommenden) Bündel des Antennarius I verlaufen müssen, für die letzteren lässt sich durch die Nervendurchschneidungsversuche (4. Seite 540) zeigen, dass sie zum grössten Theil, wenn nicht alle, im Opticus enthalten sind. Mit dem erwähnten Bündel des Antennarius I treten nun Fasern in's Gehirn, welche sich inmitten des Neuropilum Antennarii I mediale schnell in feine Zweige auflösen und mit keinen Ganglienzellen in demonstrirbare Verbindung treten (4. Taf. XXVII an_4. An einer Stelle steht hier fälschlich an_5 statt an_4). Ich halte also diese für die receptorischen Elemente der ersten Antenne.

Beim Opticus ist es bei der grossen Anzahl von Fasern, welche sich in so verschiedener Weise im Gehirn verzweigen, schwieriger zu entscheiden, welche der Tangoreception dienen. Wie bekannt und besonders durch die schöne Untersuchung von Parker (8) erwiesen ist, gehen die Fasern der Retina nicht direct zum Gehirn, sondern passiren erst im Augenstiel drei Ganglien, d. h. die Eindrücke, welche die Retina empfängt, werden bereits hier nach bestimmten Principien geordnet. In Folge dessen sind die Opticusfasern keine eigentlichen Receptionsfasern, sondern es sind Ausläufer von Commissurelementen. So verzweigen sie sich denn auch ganz nach Art dieser, sie treten in Beziehung zu mehreren Neuropilen. Nur einige wenige dieser, nicht mit im Gehirn gelegenen Zellen in Verbindung stehenden Fasern verzweigen sich nach Art receptorischer Elemente, das sind die Fasern o_8 und o_{19} (4. Taf. XXVI) und o^7 (Taf. XXVIII). Da diese letzteren nur in geringer Anzahl vorhanden zu sein scheinen und sich in einer Gegend verzweigen, in welche, so weit es nachzuweisen war, keine Zweige motorischer Elemente gehen, so bleibt nur o_8 und o_{19} für diejenigen übrig, welche die Berührungsreize vom Augenstiel dem Gehirn zuleiten.

Für die motorischen Elemente müssen wir die Forderung

aufstellen, dass sie mit Zellen im Centralorgan zusammenhängen, dass sich ihre Verzweigungen auf mehrere Neuropile erstrecken, und dass sie durch einen peripheren Nerv eine Faser entsenden. Dies geht einmal aus der Form derjenigen Elemente hervor, welche Allen (3) direct zu Muskeln verfolgen konnte. Zweitens spricht mein Experiment der Fortnahme der Cellulae angulares (4. II. Seite 633) dafür. Die Axenfortsätze dieser Zellen verhalten sich alle in der gleichen Weise, sie verzweigen sich in mehreren Neuropilen (4. Taf. XXVII, Fig. 1 und Taf. XXVIII, ant. II) und geben je eine periphere Faser in den Antennarius II. Nach Fortnahme dieser Zellen erlischt nach einigen Tagen die Function der Flectoren der 2ten Antenne, die zugehörigen Elemente müssen also motorisch sein. Drittens muss es daraus gefolgert werden, dass der Oculomotorius, welcher wahrscheinlich rein motorisch ist, nur Elemente von den erwähnten Qualitäten führt. Ausser der Erfüllung dieser anatomischen Forderungen muss aber noch der physiologische Nachweis geführt werden, dass derjenige Nerv, durch den die periphere Faser das Centralnervensystem verlässt, wirklich motorische Qualitäten enthält, d. h. es muss gezeigt werden, dass nach seiner Durchschneidung eine Lähmung, und auf Reizung seines peripheren Stumpfes ein motorischer Effect in seinem Ausbreitungsgebiet eintritt. Danach sind alle diejenigen Elemente, welche ich in den Tafeln der ersten Mittheilung (4. Taf. XXV—XXIX) roth gezeichnet habe, motorisch; zweifelhaft ist es nur von dem Bauchmarkelement m_4 (4. Taf. XXV, Fig. 2), weil es sich nachweislich nur in einem Neuropil verzweigt und von dem (lediglich aus technischen Rücksichten roth gezeichneten) Gehirnelement m (4. Taf. XXVI), da die periphere Faser in eine Commissur und nicht in einen peripheren Nerv tritt. Dagegen muss das Element o_3 (4. Taf. XXVII, Fig. 1) sicher als ein motorisches Element angesehen werden, weil es als einziges von allen Opticuselementen die erwähnten anatomischen Forderungen erfüllt, die motorische Qualität des Opticus aber durch das physiologische Experiment sicher gestellt ist (4. Seite 542).

Die einfachen Reflexe der 2ten Antenne wurden bereits als Paradigma besprochen. Hier ist nur noch wenig hinzuzufügen. Ein Reflex der 2ten Antenne tritt bei geringeren Reizen nur ein (4. S. 493) auf Berührung der Antenne selbst und der Kopfhaut und zwar immer nur einseitig. In Uebereinstimmung damit finden wir

nur directe Verbindungen der motorischen Elemente mit dem receptorischen Neuropil der zweiten Antenne und der Kopfhaut der gleichen Seite (4. Taf. XXVI und XXVII). Eine Coordination zwischen den Bewegungen beider zweiten Antennen existirt nicht, daher auch keine directe Verbindung der motorischen Neurone beider Seiten.

Von den motorischen Elementen der ersten Antenne ist mir nur eine Art genauer bekannt geworden und diese auch nicht vollständig (4. Taf. XXVIII an_5). Jedenfalls existirt aber noch eine andere Art mit Zellen im seitlichen unteren Zelllager. Die Elemente an_5 sind jedenfalls die Flectoren, da bei der Längsspaltung des Gehirns (4. II. S. 612 und folgende) immer nur eine Schädigung der Flectoren der ersten Antenne gefunden wurde, woraus gefolgert werden muss, dass das Flectoren-Neuropil in der Nähe der Mittellinie liegt. Reflexe treten hier auf viele Reize ein, der Weg derselben kann aber nur für wenige demonstirt werden. (Berühren der Antenne selbst: Reflexbogen im Neuropilum Antennarii I mediale. Berühren der Kopfhaut: Reflexbogen im Neuropilum tegumentarii inferius. 4. Tafel XXVIII). Beziehungen in den Bewegungen der ersten Antenne zu den Statocysten existiren nicht, und so ist auch eine Verbindung mit den Statocysten-Neuropilen (4. Taf. XXVIII) nicht nachweisbar.

Einfache Reflexe der Augen. Sie bestehen in der Einklappung und der Vorstreckung des Augenstiels durch die Flectoren und Extensoren. Diese Bewegungen fallen fort nach Durchschneidung des Oculomotorius; es müssen also in diesem die betreffenden motorischen Elemente gesucht werden. Ich habe in diesem Nerven zwei Arten von motorischen Elementen darstellen können (4. ocm_1 und ocm_2 Taf. XXVI u. Taf. XXVII, Fig. 1 u. 2). ocm_1 hat seine Zelle im seitlichen, unteren Zelllager und verzweigt sich mehr lateral, besonderes im Neuropilum oculomotorii laterale, ocm_2 verläuft zur Mitte, verbreitet sich hier hauptsächlich im Neuropilum oculomotorii mediale und steht mit Zellen der Cellulae inferiores mediales (?) in Verbindung. Ich habe nun gezeigt, dass den Elementen ocm_2 die flectorische Function zukommt, den Elementen ocm_1 die extensorische (4. II. S. 621). Bei den Augenbewegungen ist eine Correlation zwischen beiden Seiten offenbar. So sehen wir denn auch innige Verbindungen der motorischen Neurone beider Seiten besonders bei den

Flectoren. (Ich komme später darauf zurück.) Als Punkt, wo die Correlation der einzelnen Flectorenelemente untereinander und der einzelnen Extensorenelemente untereinander stattfindet, nehme ich das Neuropilum oculomotorii mediale und laterale an. Verbindungen zwischen beiden Arten, durch die die Entspannung der Extensoren bei der Beugung und der Flectoren bei der Ausstreckung vermittelt wird, konnten mit Sicherheit nur an einer Stelle demonstrirt werden (Taf. XXVIII, Fig. 2).

Reflexe der Augen finden statt:

1. Auf leichten Reiz des Augenstiels einseitig, bei starkem beiderseits. Zuleitende Fasern o_{19} und o_8. Der Reflexbogen ist hier leicht ersichtlich. Der Reflex des gekreuzten Auges tritt später und bei stärkerem Reiz ein; es muss daher angenommen werden, dass die Primitivfibrillenleitungen zu den Verzweigungen der motorischen Elemente im gleichseitigen Neuropil zahlreicher sind als im gekreuzten (4. Taf. XXVI).

2. Auf Lichtreiz. Zum Zustandekommen dieses Reflexes können alle diejenigen Opticuselemente in Anspruch genommen werden, welche sich im Neuropilum optici anterius superius verzweigen und die Opticuselemente o_{18} und o_{21}, welche sich im Neuropilum oculomotorii mediale verzweigen.

3. Auf Reiz der ersten Antenne. Hier ist nur eine Verbindung der Extensoren mit dem Neuropilum Ant. I, med. zu constatiren (Taf. XXVII, Fig. 2).

4. Auf Reiz der zweiten Antenne. Verbindungen der Flectorenelemente und der Extensorenelemente mit dem Neuropilum Ant. II, posterius (Taf. XXVII, Fig. 2 u. Taf. XXVI).

5. Auf Reiz der Kopfhaut. Verbindungen der Flectorenelemente mit dem Neuropilum tegumentarii superius aber auch mit den Tegumenteriusfasern, welche sich im Neuropilum oculomotorii mediale aufsplittern (Taf. XXVII, Fig. 2). Verbindungen der Extensorenelemente mit dem Neuropilum tegumentarii (Taf. XXVI).

Hier noch eine zoologische Nebenbemerkung: Das Auge verhält sich in Bezug auf die motorische Innervirung genau wie eine Extremität. Der motorische Nerv findet seine Hauptendstätten in zwei gut abgesetzten Neuropilen, einem lateralen und einem medialen. Ihnen gehört ein laterales und ein mediales Zellpacket zu u. s. w. Ich glaube daher, dass dieser Befund ein wichtiger Beweis dafür ist, dass die gestiel-

ten Augen der Arthropoden einem Extremitätenpaar entsprechen.

Einfache Reflexe der Thoraxextremitäten. Ich meine hier zunächst nur die Anziehung eines Beines und wieder Streckung auf Reiz des Beines selbst oder eines mehr entfernten. Um über die Reflexe der Bauchmarksorgane Näheres herauszubekommen, unternahm ich eine Untersuchung an Astacus fluviatilis und an anderen Arthropoden, da hier dem Bauchmark operativ besser beizukommen war, als bei Carcinus. Die Resultate dieser Untersuchung habe ich in einer eigenen Arbeit (Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden [9]) publicirt. Aus dieser Untersuchung geht hervor, dass jede Ganglienhälfte Centrum für die Flexion und Extension der zugehörigen Extremität ist und dass der einfachste Reflex, die Anziehung der Extremität auf Reiz derselben und das nachherige wieder Ausstrecken ebenfalls dort zu Stande kommt. (Dies wird in gewissen Grenzen durch die Versuche am Bauchmark von Carcinus [4. Seite 637] bestätigt.) Wir finden anatomisch, dass in jeder Ganglienhälfte mindestens zwei Arten von motorischen Elementen vorhanden sind (4. Tafel XXV, Fig. 3, m_1 u. m_2), von denen wir die eine für flectorisch, die andere für extensorisch halten mögen, wir finden ferner, dass in jedes Ganglion receptorische Fasern (s_1) eintreten, welche sich rein einseitig in engumgrenzten Neuropilen verzweigen. Nach dem Vorhergesagten ist also die Art und Weise des Zustandekommens dieser Reflexe leicht verständlich.

Ich konnte nun bei Astacus zeigen, dass nach Durchschneidung der Quercommissur eines Ganglions bei Reiz irgend einer Extremität alle Beine mit einer Bewegung antworteten mit Ausnahme desjenigen gekreuzten Beines, dessen Quercommissur durchschnitten war. Ich zog hieraus folgenden Schluss (9):

„Die Quercommissuren eines jeden Ganglions sind der einzige Weg, auf dem ein Reiz von der Reizseite auf die andere übertragen werden kann."

Es stimmt dies mit der anatomischen Untersuchung gut überein. Die Reize, welche von der Peripherie zugeleitet werden, werden im Bauchmark rein einseitig durch die receptorischen Fasern fortgeleitet (4. Tafel XXV, Fig. 3 s_1). Da jedes motorische Neuron nur durch die quere Commissur desselben Ganglions

einen Ast auf die gekreuzte Seite in das receptorische Neuropil sendet (4. Tafel XXV, Fig. 3, m_1 und m_2), so muss die Möglichkeit der Reizübertragung bei Eintritt des Reizes auf der gekreuzten Seite nach Durchschneidung der queren Commissur ausgeschlossen sein. Wir sehen, dass die vielen vorhandenen Commissurelemente, welche mit Umgehung der durchschnittenen Quercommissur eine Verbindung herstellen könnten, nicht im Stande sind, dies zu thun.

Was ich bisher besprochen, sind einfache Reflexe, d. h. Reflexe, welche wir uns allein auf der receptorisch-motorischen Bahn zu Stande kommend vorstellen können und, wie ich beim Paradigma: der 2. Antenne, gezeigt habe, vorstellen müssen. Vielleicht gehören hierhin auch noch ein Theil der Putz- und Abwehrbewegungen, vor allem aber der Reflex der Autotomie, auf die ich nicht weiter eingehen will. Bei allen übrigen Reflexen führen entweder eine ganze Anzahl von Extremitäten unter einander coordinirte Bewegungen aus, oder die Reflexe werden von Organen ausgeführt, welche mit dem Reizorte in keiner directen receptorisch-motorischen Verbindung stehen. Für diese complicirteren Reflexe muss die Vermittlung von Commissurelementen, die ich in grosser Anzahl im Gehirn und Bauchmark auffand, in Anspruch genommen werden. Welche in jedem Fall in Function treten, lässt sich zum Theil aus den Resultaten der von mir ausgeführten Operationen erschliessen. Die Commissurelemente spielen dabei aber nach meiner Ansicht keine besonders hochstehende Rolle. Sie thun weiter nichts, als dass sie die Reize, welche auf einer oder mehreren receptorischen Bahnen zugeleitet werden, umgruppiren und auf die verschiedenen motorischen Bahnen vertheilen.

Die complicirten Reflexe.

1. Der Gang.

Ich habe ausführlich beschrieben, dass das normale Thier meistentheils rein seitlich geht, und dass ihm hierzu vier verschiedene Gangarten zur Verfügung stehen, dass daneben aber auch noch bisweilen der Gang der Makruren, nämlich Vorwärts- oder Rückwärtsgang, vorübergehend beobachtet wird (4. Seite 500). Nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren fällt die Möglichkeit des Seitenganges ganz fort (4. II. Seite 593), dagegen

bleibt der Vorwärtsgang bestehen, wird aber durch den Eintritt verschiedener anderer Complicationen, auf die ich später eingehen werde, stark beeinträchtigt. Jedenfalls konnte aber mit Sicherheit gezeigt werden, dass der Vorwärtsgang noch ausführbar ist, während vom eigentlichen Brachyurengang, dem Seitwärtsgang, jede Spur fehlt. Bei den makruren Decapoden, den ich untersuchte, nämlich bei Astacus fluviatilis, wird der hauptsächlich ausgeführte Vorwärts- und Rückwärtsgang zwar nach Ausschaltung des Gehirns verändert, aber er wird noch in deutlicher Weise ausgeführt (9. Seite 461). Durchschneidet man bei diesem Thier eine Schlundcommissur, so ist es im Stande noch gerade vorwärts zu gehen, ebenso wie alle andern Arthropoden, bei denen die Ortsveränderung in der Längsaxe des Körpers geschieht (9. Seite 467). Es kommt daneben ein mehr oder weniger hoher Grad von Kreisgang nach der gesunden Seite vor, aber dieser ist, wie ich zeigen konnte, nicht eine nothwendige Folge der Operation und ist, wo er auftritt, auf die fehlende Hemmung der Beine der operirten Seite vom Gehirn her zurückzuführen (9. Seite 541). Anders ist es bei Carcinus: Durchtrennt man hier die Schlundcommissur einer Seite, so tritt immer Kreisgang ein und zwar immer im selben Sinne (bei Operation links im Sinne des Uhrzeigers, bei Operation rechts im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers). Die Beine der operirten Seite sind ganz unfähig seitwärts zu schreiten, sie arbeiten immer vorwärts. Der Kreisgang kann hier nicht auf eine verlorengegangene Hemmung der einen Beinseite bezogen werden; wir haben es vielmehr mit einer richtigen Zwangsbewegung zu thun.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass im Bauchmark der Brachyuren dieselben Gangcoordinationen localisirt sind, welche sich bei den in der Längsaxe des Körpers sich bewegenden Arthropoden, speciell bei ihren Vorfahren, den Makruren, dort vorfinden, und dass das, was die Brachyuren vor ihnen voraus haben, was sie neu hinzuerworben haben, nämlich der Seitwärtsgang, im Gehirn zu Stande kommt.

Ich habe nun gefunden, dass der Vorwärtsgang, welcher nach Fortnahme des Gehirns bei Carcinus noch fortbesteht, ebenso wie bei Astacus vollkommen verschwindet, wenn man die Beinganglien von den Mundganglien trennt (4. II. Seite 637 und 9. Seite 471). Es geht hieraus hervor, dass die Gangcoordinationen

(soweit sie den Vorwärtsgang angehen) in den Mundganglien zu Stande kommen. Hier liegen in der That eine grosse Anzahl complicirter Commissurelemente (4. Tafel XXV, Fig. 2 u. 3), und diesen müssen wir wenigstens zum Theil diese Rolle zuschreiben. Es liegen auch in den Beiganglien eine Anzahl von Commissurelementen, und diese mögen beim Zustandekommen von Gangreflexen mit thätig sein; sie sind aber nicht fähig, sie allein zu bewerkstelligen. — Nach einseitiger Durchschneidung der Längscommissuren zwischen zwei Beiganglien (9. Seite 475 und 4. Seite 638) betheiligen sich die auf dieser Seite hinter der Durchschneidungsstelle gelegenen Extremitäten am Gange nicht, während die Beine der gesunden Seite sich in unveränderter Weise bethätigen. Nach Durchschneidung einer oder mehrerer Quercommissuren von Beiganglien (9. Seite 477 und 4. V. Seite 638) ist der Gangmodus kaum verändert. Es muss daraus gefolgert werden, dass die coordinirten Gangimpulse vom Centrum, den Mundganglien, aus rein einseitig zu den Beiganglien geleitet werden, dass nicht die Quercommissuren der Beiganglien die Gangimpulse auf die gekreuzte Seite leiten können, und dass die Coordination zwischen rechts und links ganz oder wenigstens in der Hauptsache schon in den Mundganglien zu Stande kommt. (Beziehungsweise im Gehirn beim Seitwärtsgang.)

Wir haben gesehen, dass bei der Durchschneidung einer Schlundcommissur in Bezug auf den Bewegungsapparat vier Veränderungen zu Stande kommen, nämlich auf der operirten Seite 1) eine Schwächung der Muskulatur, 2) ein Ueberwiegen der Flectoren über die Extensoren, 3) die Unmöglichkeit des Seitwärtsganges und alleiniges Fortbestehen des Vorwärtsganges (in Folge dessen Kreisgang) und 4) auf der gekreuzten Seite eine Vermehrung und Verkleinerung der Schritte beim Gang nach der operirten Seite (4. II. Seite 602). Die Ursache dieser Veränderungen kann durch die Operationen am Gehirn auf den Fortfall der nervösen Verbindungen mit bestimmten Theilen desselben zurückgeführt werden.

1. Die Schwächung der Muskulatur der operirten Seite findet, wenn auch nicht in so hohem Maasse, statt, wenn man die Statocyste (Otocyste) derselben Seite (bei unversehrter Commissur) exstirpirt hat (4. S. 533). Es ist wahrscheinlich, dass zu der

Herabsetzung, welche die Fortnahme dieses peripheren Receptionsorgans schafft, noch im Centralorgan etwas hinzukommt. Da die Exstirpation des einen Globulus, welcher die eine centrale Endstätte der Statocysten-Fasern ist, keine Herabsetzung der Muskelkraft hervorruft, so muss die andere Endstätte, das Neuropilum Antennarii I laterale (4. Taf. XXVIII, Nr. Ant. I lat. und diese Arbeit Schema Taf. XVII, Fig. 5) dafür in Anspruch genommen werden. Der dauernde Reiz, den wir im Sinne Ewald's (10) von der Statocyste ausgehend annehmen müssen, wird durch die Fasern an_3 dem Gehirn zugeleitet und durch die einzigen von hier zum Bauchmark ziehenden Fasern cz_8 auf die Beinganglien und direct oder indirect auf die Beinmuskulatur übertragen (Taf. XVII, Fig. 5 roth —·—·—·—). Dynamisch bietet dieser Ausfall an Muskelkraft der Erklärung grosse Schwierigkeiten, da man nicht gut einsehen kann, wie der Ausfall eines continuirlich erfolgenden Reizes mit einem Schlage die Wirkung der Muskeln schädigen kann.

2. u. 3. Das Ueberwiegen der Flectoren über die Extensoren und der Fortfall des Seitwärtsganges (bei Durchschneidung einer Commissur auf derselben Seite, bei Durchschneidung beider Commissuren auf beiden Seiten) konnte auf ein und denselben Theil des Gehirns zurückgeführt werden. Nach Abtragung der gesammten Cellulae superiores mediales tritt immer starke Krümmung der Beine ein. Der Seitwärtsgang wird unmöglich, und nur Vorwärtsgang ist ausführbar (4. II. S. 625). Es geht hieraus hervor, dass irgend welche Zellen dieses Zellpolsters hierbei eine Rolle spielen. Bei einseitiger Abtragung der Zellen traten die Erscheinungen nur in der gleichen Thoraxhälfte auf, genau wie bei der Durchschneidung der Schlundcommissur dieser Seite (4. II. S. 627). Hier liess sich deutlich nachweisen — was bei der Fortnahme auf beiden Seiten wegen der lang andauernden allgemeinen Gehirnerscheinungen nicht möglich war —, dass der Fortnahme der Ganglienzellen die Krümmung der Beine und der Kreisgang nicht direct folgt, sondern dass sie erst im Laufe des zweiten und dritten Tages nach der Operation allmählich auftreten. Es geht daraus hervor, dass nicht in den Ganglienzellen die nach ihrer Fortnahme ausfallenden Correlationen zu Stande kommen, sondern in andern Theilen der betreffenden Neurone, welche noch einige Zeit, aber nicht auf die Dauer ohne die Zellen

functioniren können. Da nun schon ein kleiner, querer Schnitt mit einem kleinen Messerchen in das Neuropilum optici anterius superius genügt, um dieselben Erscheinungen sofort hervorzurufen (eine Operation, die ich noch nicht beschrieben habe), so müssen in diesem Neuropil für die postulirten Commissurelemente wichtige Verzweigungen liegen. Die Fortnahme der Globuli, wenn sie gut ausgeführt ist, hat keine ähnlichen Erscheinungen zur Folge, sie haben also mit diesen Correlationen nichts zu thun (4. II. S. 622). Auch nach Spaltung des Gehirns treten keine Folgen der bezeichneten Art auf (4. II. Seite 612 und folgende). Hieraus geht hervor, dass zum Zustandekommen der Coordinationen des Seitwärtsganges und der richtigen Beinhaltung eine quere Verbindung beider Seiten der Theile, in denen sie nachweislich zu Stande kommen, nicht nothwendig ist. Die Commissurelemente, welche diesen Correlationen vorstehen, müssen also rein einseitig im Gehirn sich ausbreiten, müssen sich im Neuropilum optici anterius superius verzweigen und ihre Zellen unter den Cellulae superiores mediales liegen haben. Ob sie continuirlich durch das ganze Gehirn laufen oder noch eine Aufsplitterung erfahren, kann nicht festgestellt werden; daher können dieser Function sowohl die Elemente cz_3 wie die Elemente c_{17} (4. Taf. XXIX) diese letzteren dann in Verbindung mit den Elementen cb_5 (4. Taf. XXVII), oder andere bisher nicht dargestellte Commissurelemente vorstehen. (Siehe die gewellten rothen Neurone im Schema Tafel XVII, Fig. 5). Da der Seitwärtsgang sowohl vom Kopf her (z. B. durch Belichtung) als auch vom Thorax her eingeleitet und beeinflusst werden kann, so muss das zum Seitwärtsgang nothwendige Neuropilum optici anterius superius Zuleitungen von den Augen (welche in genügender Menge bekannt sind) und vom Thorax erhalten.

4. Die Vermehrung der Schritte auf einer Seite beim Seitwärtsgang (resp. Kreisgang) nach der anderen Seite kann ausser durch Durchschneidung einer Schlundcommissur noch auf zwei Arten in ganz derselben Weise erzeugt werden, durch Exstirpation der Statocyste und durch Exstirpation des Globulus derselben Seite (also Gangincoordination auf der linken Seite bei Rechtsgang ist zu erzeugen durch Durchschneidung der rechten Schlundcommissur (4. II. Seite 607), Fortnahme der rechten Statocyste (4. S. 531) oder Exstirpation des rechten Globulus (4. II.

S. 623)). Beim Gang nach der operirten Seite arbeiten beide Beinseiten normal und coordinirt. — Bei Fortnahme beider Statocysten oder beider Globuli tritt die Gangincoordination auf beiden Seiten ein, eine Vermehrung der Schritte bei Rechtsgang auf der linken, bei Linksgang auf der rechten Seite. Es wird daraus geschlossen, dass die Beine der vorangehenden Seite den Takt angeben, da sie unter allen Umständen normale Schritte machen, während zur coordinirten Theilnahme der folgenden (schiebenden) Beine die Statocyste der vorangehenden Seite nothwendig ist. Der Einfluss, den die Statocyste hier beim Gang ausübt, wird zum Theil im Globulus verarbeitet (da die Exstirpation eines Globulus die gleiche Wirkung hat, wie die Fortnahme der gleichseitigen Statocyste), sicher aber auch noch in einem Theil der gekreuzten Gehirnseite, da die Spaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch genau denselben Effect hat, wie die Fortnahme beider Globuli oder beider Statocysten. Dieser Theil der gekreuzten Gehirnseite (der andere Globulus kann es nicht sein, da sonst nach Fortnahme eines Globulus beiderseits die Gangincoordination auftreten müsste) muss also mit dem Globulus durch Fasern verbunden sein, welche in den vorderen queren Gehirncommissuren verlaufen. Ueber seine Lage wissen wir sonst nichts. — Um es nochmal zusammenzufassen: Zum Zustandekommen der Correlation in der Schrittzahl beim Gang nach rechts ist das Zusammenarbeiten der rechten Statocyste, des rechten Globulus und eines Theils der linken Gehirnhälfte, welcher mit dem rechten Globulus durch eine quere, vor dem Mittelloch verlaufende Commissur verbunden ist, aber nicht der Globulus der anderen Seite ist, nothwendig; das Product dieser drei Organe wird den linken Beinganglien durch die rechte Schlundcommissur zugeleitet. (Ich erinnere hier daran, dass bei rechtsdurchschnittener Schlundcommissur eine Incoordination in der Zahl der rechten Schritte bei Linksgang nicht auftritt, aber hervorgerufen werden kann durch Exstirpation der linken Otocyste.) Diese Coordination in der Schrittzahl, welche man so gern einfach in die queren Commissuren der Beinganglien verlegen möchte, kommt also auf einem ganz complicirten Wege zu Stande. Wir müssen uns vorstellen, dass durch die ruckweise Bewegung des Körpers bei jedem Schritt der vorangehenden Beinseite, welche ja den Takt angibt, eine Zustandsänderung in der gleichseitigen Statocyste zu

Stande kommt, dass diese dem Globulus durch die Fasern an_1 oder an_2 (4. Taf. XXVIII) zugeleitet wird, hier im Verein mit einem Theil der gekreuzten Gehirnhälfte verarbeitet wird und schliesslich durch die Commissur der vorangehenden Seite zu den gekreuzten Beiganglien gelangt.

Sonderbar ist es nun, dass der motorische Effect des Ganges auf die Augenbewegungen ganz anderen Bedingungen sein Zustandekommen verdankt. Die Augen stellen sich bei eintretendem Gang immer in der Gangrichtung ein. Nach jedem Schritt bewegen sie sich etwas zur Normalstellung zurück und schlagen schnell am Anfang des neuen Schrittes wieder zur extremsten Seitenstellung (4. Seite 499). Nach dem Vorhergehenden wäre es nun wahrscheinlich gewesen, dass auch hierbei die Statocysten die vermittelnde Rolle spielen, vielleicht noch die Photoreception. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Weder Fortnahme der Statocysten, noch Schwärzung der Augen, noch beides zusammen schädigt die Augenbewegungen beim Laufen. Auch Fortnahme der Globuli und Längsspaltung des Gehirns führt keine Veränderung herbei. Dagegen lässt sich nachweisen, dass nach Durchschneidung einer Schlundcommissur diese Augenbewegungen auf beiden Seiten herabgesetzt sind, besonders aber auf der Durchschneidungsseite. Hieraus muss gefolgert werden, dass bei jedem Schritt ein Reiz von den Beiganglien zum Gehirn geleitet wird und hier die Augenbewegungen auslöst. Da die Bewegung des Auges auf der Durchschneidungsseite nicht ganz erlischt, so muss angenommen werden, dass diese Zuleitung entweder von dem zuleitenden Element direct oder durch Vermittelung anderer Elemente auf diese Seite übertragen wird. Dies wird dadurch bestätigt, dass bei Thieren, denen das Gehirn gespalten und die eine Schlundcommissur durchschnitten ist, nur Bewegung des Auges auf der intakten Seite beim Laufen eintritt. Da nach alleiniger Längsspaltung des Gehirns ein Ausfall nicht constatirt werden konnte, so muss angenommen werden, dass bei jedem Schritt von beiden Seiten her ein Reiz auf das Gehirn übertragen wird, und dass die quere Verbindung, die eben angenommen wurde, zum vollständigen Zustandekommen dieser Augenbewegungen nicht nothwendig ist. Den gestellten anatomischen Bedingungen entspricht das Element cz_5 (4. Tafel XXVII) (Schema Fig. 5, Tafel XVII), welches sich wenigstens in den Neuropilen,

in denen sich die Extensorenelemente der Augen verzweigen, reichlich aufsplittert. (Ein Beweis, dass es dieser Function vorsteht, kann natürlich nicht erbracht werden.)

2. Der Aufbäumreflex.

Wir haben gesehen, dass dieser Reflex noch auftritt, wenn die Schlundcommissuren durchschnitten sind (4. II. 594). Er zeigt danach dieselben Veränderungen wie der Gang, die Ruhelage und der Starrkrampfreflex; die Vollkommenheit ist gestört durch das Ueberwiegen der Beuger über die Strecker und durch die Schwäche der Muskulatur. Sein eigentlicher centraler Sitz ist jedenfalls aber das Bauchmark. Wie ich gezeigt habe, ist er ebenso wie der Gang, mit dem er in engem Zusammenhang steht, nicht nur vom Thorax, sondern auch durch Reize der Gehirnorgane auszulösen, besonders durch Lichtreiz. Wie bei mechanischer Reizung tritt er symmetrisch auf, wenn der Reiz auf beiden Seiten und in gleicher Stärke angesetzt wird, d. h. wenn beide Augen durch den Lichtreiz gleich stark getroffen werden, unsymmetrisch, wenn nur eine Seite gereizt wird, hier also nur ein Auge oder das eine Auge stärker als das andere betroffen wird. Das unsymmetrische Aufbäumen geht dabei meist Hand in Hand mit Flucht nach der ungereizten oder weniger gereizten Seite (4. Seite 508). Aus Versuchen, bei denen ein Auge verklebt wird, ging nun hervor, dass es sich bei diesem Aufbäumen auf photischen Reiz nicht um eine Perception der Lage, der Entfernung und der Bewegungsrichtung des bewegten Gegenstandes handelt, sondern eben nur darum, ob beide Augen oder ob das rechte oder linke vom Reiz betroffen wird. Es handelt sich also nur um die Zuleitung eines einfachsten Lichtreizes von gewisser Grösse. Bei Thieren, denen eine Schlundcommissur (die rechte) durchschnitten ist, tritt immer nur unsymmetrisches Aufbäumen ein (links stärker als rechts). Es konnte nun gezeigt werden (4. II. Seite 610), dass der volle Effect auf Lichtreiz eintritt bei photischer Reizung des linken Auges, dass dagegen bei demselben Reiz des rechten Auges nur ein geringer Reflex eintritt. Daraus muss gefolgert werden, dass der Lichtreiz durch Fasern auf das Bauchmark übertragen wird, welche von jedem Auge durch die gleichseitige und durch die ungleichseitige Schlundcommissur zum Bauchmark ziehen und, dass die gleich-

seitigen Fasern im Stande sind, den vollen Effect auszulösen, während die im Gehirn gekreuzten nur eine accessorische Bedeutung haben. Derartige direct vom Opticus durch die Schlundcommissuren in's Bauchmark ziehende Fasern sind nun thatsächlich darstellbar und ich glaube, dass man ihnen die bezeichnete Function zuschreiben darf (4. Tafel XXVIII, o_5 und o_6, Schema Tafel XVII, Fig. 6, o_5 und o_6).

3. Der negative Phototropismus.

Der negative Phototropismus verschwindet 1) nach Schwärzung der Augen, 2) nach Herausnahme beider Globuli, aber auch schon fast vollständig nach Herausnahme eines Globulus, 3) nach Längsspaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch, 4) nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren (bei Durchschneidung einer erfährt er nur eine geringe Einbusse). (4. Seite 520, 4. II. Seite 622, Seite 617.) (Ein Verschwinden des negativen Phototropismus war auch bei Astacus und Hydrophilus durch Längsspaltung des Gehirns hervorzurufen [9. S. 465 und S. 522].) Ich glaube, dass der Weg, auf dem der negative Phototropismus zu Stande kommt, durch diese und die anatomischen Daten deutlich zu Tage tritt. Von jedem Opticus zieht nämlich ein starkes Faserbündel vor dem Mittelloch auf die gekreuzte Seite und hier in den Globulus (Tractus optico-globularis, 4. Tafel XXVI, Fig. 2 und Tafel XXIX, Fig. 2—5). Vom Globulus geht eine reichliche Faserbindung zum Bauchmark (Tractus globulo-commissuralis Tafel XXVI, Fig 2). (Siehe die punctirten Fasern im Schema Tafel XVII, Fig. 6). Die Lichtreize werden also auf den gekreuzten Globulus übertragen, hier auf andere Fasern vertheilt und dem Bauchmark zugeleitet, wo dann die Beiganglien und die ganzen übrigen zum Bewegungsapparat gehörigen Theile des Nervensystems und weiterhin die Bewegungsapparate selbst in der Weise angeregt werden, dass sie von der Reizquelle (dem Licht) fort, den reizloseren Stellen (dem Schatten) zustreben. (Ich will übrigens nicht behaupten, dass der Tractus optico-globularis nur diesen Reflex vermittelt.)

4. Der Umdrehreflex.

Carcinus hat zwei Möglichkeiten sich aus der Rückenlage in die Bauchlage zurückzubringen; er kann sich über das Ab-

domen (und das ist beim normalen Thier das Uebliche) und über den Kopf umdrehen (4. S. 513). Die Ausführbarkeit dieses Reflexes in seinen beiden Formen ist ganz in den nervösen Organen des Bauchmarks gelegen (4. II. S. 594). Wir haben aber gesehen, dass durch verschiedene Operationen der Umdrehreflex in gewisser Weise beeinflusst werden konnte. Beim normalen Thier ist zum Zustandekommen des Umdrehreflexes dreierlei nöthig: 1) Der Körper muss auf der Ventralseite die Berührung mit dem Boden verloren haben, 2) die Dorsalseite des Thieres muss in Contakt mit festen Gegenständen sein, 3) der Rücken muss dem Mittelpunkt der Erde zugewandt sein.

Bei einem Thier, dem beide Schlundcommissuren durchschnitten sind, ist zum Zustandekommen der Umdrehreflexe nur noch die Bedingung 1 und 2 zu erfüllen, die Bedingung 3 fällt fort. Hält man das Thier in Bauchlage vom Boden entfernt und legt ein Brettchen auf den Rücken, so werden die beiden letzten Beine reflectorisch auf den Rücken gelegt und machen auch Umdrehbewegungen (4. II. Seite 595). Dasselbe Phänomen finden wir bei Thieren, denen beide Otocysten fehlen, bei solchen, denen beide Globuli exstirpirt sind, und schliesslich bisweilen bei Thieren, denen das Gehirn von hinten bis zum Mittelloch gespalten ist (4. Seite 524, 4. II. Seite 624 und Seite 620). Nach Exstirpation eines Globulus oder einer Statocyste tritt die Erscheinung nur auf einer und zwar der gleichen Seite ein. Da die Statocyste der peripherste Ort ist, von dem aus der Effect hervorgebracht werden kann, so ist er ihrem Ausfall allein zuzuschreiben. Die Beziehungen, welche zwischen dem Thier und der Anziehungskraft der Erde bestehen, finden hauptsächlich in den Statocysten statt, und nimmt man diese Organe fort, so verhält sich das Thier fast so, als ob es überhaupt keine nervösen Beziehungen zur Erde besässe. Es werden daher die Beine zur Umdrehstellung auf den Rücken gelegt, wenn nur die beiden anderen Bedingungen erfüllt werden, auch dann wenn das Thier sich in Bauchlage befindet, eine Umdrehung also nicht nöthig ist. Der Reiz, den die Anziehungskraft der Erde auf die Statocysten ausübt, wird zu zwei centralen Stationen fortgeleitet, zum Globulus und zum Neuropilum Antennarii I laterale; aber nur von der einen, dem Globulus, wird er zum Bauchmark und zwar durch die gleichseitige Schlundcommissur fortgeleitet, da die Fortnahme

dieses dieselbe Erscheinung hervorruft, wie Exstirpation der gleichseitigen Statocyste. (Dass auch das Neuropilum Antennarii I laterale Fasern von der Statocyste erhält, welche derartige Reize vermitteln, wird bei den Compensationsbewegungen bewiesen werden.) Bei dem ganzen Vorgang sind aber auch noch quere Fasern des Gehirns von Bedeutung, welche in den Quercommissuren hinter dem Mittelloch verlaufen. Ob sie beide Globuli miteinander verbinden oder jeden Globulus mit einem anderen Theil der gekreuzten Gehirnseite, bleibt dahin gestellt. (Die Elemente, welche bei dieser Leitung in Betracht kommen können, sind im Schema Tafel XVII, Fig. 7 auf der linken Seite zusammengestellt und zwar sind sie glatt ausgezogen.)

Ein normales Thier dreht sich aus der Rückenlage zur Bauchlage gewöhnlich über das Abdomen um, nur selten über den Kopf. Ein Thier, dem die Otocysten beide fehlen, dreht sich in der Regel über den Kopf um und fällt dabei gewöhnlich (besonders auf glatten Flächen) wieder hinten über, wenn es die Bauchlage erreicht hat. (Bei normalen Thieren geschieht dies nicht.) Für diese Bevorzugung der Umdrehung über den Kopf weiss ich keine Erklärung, doch kenne ich eine zweite Operation nach der sie ebenfalls auftritt, nämlich nach Spaltung des Gehirns in der Mittellinie von vorn bis zum Mittelloch (4. II. S. 619). Die so operirten Thiere zeigen aber nicht das häufige Hintenüberfallen nach beendeter Umdrehung, welche ohne Zweifel auf eine mangelnde Coordination der Bewegungen zurückzuführen ist. (Derartige Aenderungen der Bewegungscoordination nach Fortnahme statischer Apparate sind zuerst von Ewald genauer studirt worden [10].) Da dasselbe nach Durchschneidung der Quercommissuren hinter dem Mittelloch und nach Exstirpation der Globuli nicht auftritt, so muss gefolgert werden, dass diese Correlationen, welche von der Statocyste ausgehen, die zweite Station der Statocystennerven, das Neuropilum Antennarii I laterale passiren und von hier aus ungekreuzt direct auf das Bauchmark übertragen werden. Ich nehme dafür die Fasern an_3 und die Commissurelemente cz_8 (4. Tafel XXVIII) in Anspruch (siehe im Schema Tafel XVII, Fig. 7 rechts). Die Elemente cz_8 nahm ich schon für die Leitung des Statocystentonus beim Gang in Anspruch. Hier handelt es sich ja um nichts anderes. Nach dem, was wir von den Primitivfibrillen wissen, können wir aber sehr

wohl ein und dasselbe Element für mehrere Functionen in Anspruch nehmen, da es ja nichts weiter als ein Leitungskabel ist.

Die Bevorzugung des Umdrehens über den Kopf, auf die ich nach diesem Excurs zurückkomme, tritt nicht auf nach Fortnahme der Globuli. Sie muss also wohl zu Stande kommen durch den Fortfall von Statocystenreizen, welche dem Neuropilum Antennarii I laterale durch die Fasern an_3 (Schema Tafel XVII, Fig. 7) zugeleitet werden und von hier durch quere Commissuren, welche vor dem Mittelloch liegen, auf gekreuzte, vordere Theile des Gehirns übertragen werden. Die Elemente c_{13} (4. Tafel XXVII und Schema Tafel XVII, Fig. 7 gestrichelt) mögen hierbei eine Rolle spielen.

5. Die Compensationsbewegungen der Augen.

Bei diesen Bewegungen (4. Seite 497) spielen ausser den Flectoren und Extensoren des Augenstiels, deren Nervenfasern im Oculomotorius laufen, auch die Heber und Senker eine Rolle, welche vom Opticus aus innervirt werden (4. Seite 540) und zwar durch die Elemente o_3 (Tafel XXVII) (vergleiche Seite 422). (Die Heber und Senker des Auges, d. h. die Muskeln, welche das Auge dorsalwärts und ventralwärts bewegen, spielen natürlich auch bei den auf Seite 424 beschriebenen einfachen Reflexen eine Rolle. Es geht dies schon aus der anatomischen Thatsache hervor, dass sich ihre nervösen Elemente in all den receptorischen Neuropilen verzweigen, von deren peripherem Endpunkt aus eine Reaction der Augen hervorgerufen werden kann. Ich habe sie aber dort nicht weiter berücksichtigen zu müssen geglaubt, weil sie einerseits bei diesen Processen nur eine untergeordnete Rolle spielen und andererseits ihre Mitberücksichtigung die Darstellung zu sehr complicirt hätte.) Wir haben nun gefunden, dass die Compensationsbewegungen der Augen hauptsächlich von den Statocysten abhängig sind, da sie fast vollkommen nach deren Fortnahme verschwinden (4. Seite 522). Dass wir es hier mit einer Wirkung der Statocyste zu thun haben, welche allein durch die Anziehungskraft der Erde hervorgerufen wird, habe ich schon anfangs bewiesen (4. Seite 528 und folgende). Ausser den Statocysten ist aber auch den Augen selbst, insofern sie photorecipiren, eine Bedeutung beim Zustandekommen der Compensationsbewegungen zuzumessen (4. Seite 522). Schliesslich spielt noch ein

dritter Factor eine Rolle, auf den ich später komme. Da nach der Fortnahme der einen centralen Endstätte der Statocystenfasern, nämlich der Globuli, die Compensationsbewegungen nicht fortfallen, auch nicht geschwächt werden, so muss gefolgert werden, dass die hier wirkenden Einflüsse der Statocyste zu der anderen Endstätte der Statocystennerven, dem Neuropilum Antennarii I laterale geleitet werden (4. II. Seite 623).

Ich habe in dem Schema (Taf. XVII, Fig. 8) die motorischen Elemente der Augenbewegung, die Elemente der Statocystennerven, einige photoreceptorische Elemente und drei Commissurelemente c_{12}, c_{13} und cb_{10} zusammengestellt. Um alles in einer Figur darstellen zu können, habe ich die sich deckenden Neuropila optici anteriora superiora, medialia und inferiora hinter einander, das Neuropilum oculomotorii laterale, das von dem in der Figur fortgelassenen Neuropilum optici posterius überdeckt wird, neben das Neuropilum optici mediale gezeichnet. Der Globulus ist verkleinert und zur Seite gerückt, so dass das Neuropilum Antennarii I laterale zu sehen ist. Ocm_1 (roth gestrichelt) ist ein Extensorenelement, ocm_2 (roth punktirt) ein Flectorenelement, o_3 ein Element eines Hebers oder Senkers des Auges. (Die Verzweigungen der Elemente halten sich an die Resultate der anatomischen Untersuchung.)

Diese drei Arten motorischer Elemente stehen an verschiedenen Stellen mit einander in Connex. Alle haben Beziehungen zu photoreceptorischen Opticuselementen (o_{12}, o_{11}, o_{10}, o_{15}, o_7, und o_{21}). Das Element ocm_1 und o_3 stehen direct mit dem Neuropilum Antennarii I laterale, dem Endpunkt der in Betracht kommenden Statocystenfasern, in Verbindung, die Flectorenelemente ocm_2 durch Vermittlung des (rechts gezeichneten) Commissurelements c_{12} (schwarz punktirt). Alle drei Elemente entsenden quere Fasern auf die gekreuzte Seite, so dass sie auch mit dieser in Verbindung stehen. Trotzdem nun alle Verbindungen vorhanden sind, welche für die Erklärung der Compensationsbewegungen nothwendig gefordert werden müssen, so sind doch diese Augenbewegungen allein auf dem Wege der receptorisch-motorischen Bahnen nicht möglich. — Die Durchschneidung der queren Verbindung der Flectorenelemente schädigt das Zustandekommen der Compensationsbewegungen sehr wenig (4. II. S. 620). Man wird daher gewiss annehmen dürfen, dass auch

die Durchschneidung der queren Aeste der Extensoren- und Heberelemente, welche vor dem Mittelloch liegen, keinen allzugrossen Effect auf das Zustandekommen der Compensationsbewegungen ausüben wird. Trotzdem findet ein vollkommenes Verschwinden der Compensationsbewegungen statt, wenn man das Gehirn von vorne bis zum Mittelloch spaltet. Dass quere Verbindungen im Gehirn bei diesem Reflex eine grosse Rolle spielen, das war schon daraus zu erwarten, dass die Fortnahme einer Statocyste hauptsächlich das gekreuzte Auge in seinen Compensationsbewegungen schädigt. Da es gekreuzte Statocystenfasern nicht giebt, oder wenigstens sicher nicht in grösserer Anzahl, so mussten andere Elemente hierbei eine Rolle spielen. Diese müssen sich nun 1) im Neuropilum Antennarii I laterale, 2) in Neuropilen, in denen Opticusfasern sich aufsplittern, und 3) in Neuropilen, in die Aeste der drei Arten von motorischen Elementen der Augenmuskeln gehen, verzweigen. Diesen Bedingungen entsprechen die Elemente c_{13} (4. Taf. XXVIII und Schema Taf. XVII, Fig. 8). Ueber die Lage der Zellen dieser Elemente konnte etwas Genaueres nicht eruirt werden. Möglicherweise liegen sie unter den Cellulae superiores mediales und werden durch einen der Aeste, welche in das Neuropilum optici mediale gehen, mit solchen verbunden (s. im Schema Taf. XVII, Fig. 8 rechts). Thatsächlich kann demonstrirt werden, dass zu diesem Neuropil Ausläufer von Zellen des vorderen Zelllagers hingehen. Sicher ist es aber absolut nicht, dass hier die Zellen der Elemente c_{13} liegen. Da nun nach Fortnahme des vorderen Ganglienzellpolsters, auf einer Seite oder auf beiden Seiten, die Compensationsbewegungen gleich nach der Operation noch zu Stande kommen können, dann aber verschwinden (4. II. Seite 627), so müssen hier Ganglienzellen von Elementen liegen, welche bei diesen Augenbewegungen eine conditio sine qua non sind. Es mögen dies die Elemente c_{13} sein — und ich nehme dies der Einfachheit halber an — aber, wie gesagt, bewiesen ist es nicht.

Wie ich anfangs gesagt, spielt nun ausser Einflüssen der Statocysten und der Augen noch ein dritter Factor eine Rolle beim Zustandekommen der Compensationsbewegungen, wenn dieselbe auch nur sehr gering sein mag: Nach Fortnahme beider Statocysten und Schwärzung beider Corneae war bei einigen Thieren noch eine geringe Compensationsbewegung zu constatiren

(4. Seite 522). Nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren stehen die Augen in Bauchlage nicht normal, sondern sind der Mittellinie mehr genähert und steiler aufgerichtet (4. II. Seite 591). Dem entsprechend sind auch bei Verlagerung der Axe des Thieres zum Horizont die Compensationsbewegungen verändert. Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur vertheilen sich diese beiden Aenderungen der normalen Augenstellung auf beide Augen (4. II. Seite 603). Das rechte Auge (bei rechts durchschnittener Commissur) steht mehr der Mittellinie genähert, das linke ist steiler aufgerichtet. (Diese Fehler in der Augenstellung sind bei allen Compensationsstellungen wieder zu finden.) Es entspricht diese Stellungsänderung der Augen etwa der Compensationsstellung, welche die Augen einnehmen, wenn ein normales Thier links und hinten höher liegt, als rechts und vorne. — Wenn ein Thier horizontal liegt, so sind die Druckwirkungen an den Einsatzpunkten der Beine und die Druck- und Zugwirkungen in den Gelenken (letzteres auch bei suspendirter horizontaler Lage) auf beiden Seiten gleich. Wird die Lage der Körperaxe zum Horizont verändert, so werden die bezeichneten Einwirkungen unsymmetrisch. Da die Reize, welche damit Hand in Hand gehen, sicher zur Reception gelangen, so sind auch auf diese Weise die Bedingungen eines absoluten aber gewiss nicht sehr feinen Gleichgewichtsorganes gegeben. Dieser Gedankengang ist ja bereits mehrfach ausgesprochen worden. Ich glaube nun, dass diese Reize auch zum Gehirn gelangen und hier die Rolle des dritten Factors bei den Compensationsbewegungen der Augen spielen. Sie fallen für die eine Seite nach Durchschneidung einer Commissur fort. Bei horizontaler Lage des Thieres deckt sich dann der Reizungszustand, welcher vom Bauchmark her dem Gehirn zugeführt wird, etwa mit dem einer links höheren Lage und so, meine ich, kommt die dauernd veränderte Augenstellung bei Thieren mit einer durchschnittenen Commissur zu Stande. Die Elemente, welche diese Zuleitungen vom Bauchmark bewirken, müssen, um auf die Compensationsbewegungen einwirken zu können, in innige Verbindung mit den Gebieten treten, in welchen diese zu Stande kommen. Diese Bedingung erfüllt das Element cb_{10} in vollem Maasse (Schema Taf. XVII, Fig. 8), indem es sich weitläufig im Neuropilum optici inferius verzweigt und auf beiden Seiten mit dem Element c_{13}, dem ich den Hauptan-

theil an den Compensationsbewegungen zuschreibe, in vielfache Verbindungen tritt.

Da jeder Lage des Körpers im Raum eine bestimmte Stellung der Augen zukommt, welche dauernd eingehalten und nach Unterbrechung der Augenstellung (durch Einziehung auf Reiz hin) immer wieder eingenommen wird, so muss angenommen werden, dass ein dauernder coordinirter Reiz auf die Augenmuskeln ausgeübt wird. Diesem Zweck mögen die directen Verbindungen der motorischen Neurone der Augenmuskeln mit den Neuropila Antennarii I lateralia dienen (siehe das Schema). Wird die Lage des Körpers verändert, so wird der Erregungszustand der in Betracht kommenden receptorischen Primitivfibrillen geändert, nämlich der Primitivfibrillen von Opticusfasern, Statocystenfasern und der Elemente cb_{10}. Diese Aenderung des Erregungszustandes wird durch die Elemente c_{13} gesammelt, geordnet und den verschiedenen motorischen Neuronen zugeleitet. (Um zu wissen, auf welchen der zu Gebote stehenden Wegen dies geschieht, müsste der Verlauf der Primitivfibrillen in all diesen Fasersystemen bekannt sein.)

6. Die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe.

Bei der Rotation eines Carcinus um seine Vertikalaxe bewegen sich die Augen der Drehrichtung entgegen bis zur äusserst möglichen Stellung, schlagen dann etwas gegen die Normalstellung zurück und gehen wieder zur äussersten Stellung über. So entsteht ein kleinschlägiger Correctionsnystagmus (4. Seite 499). Die Muskeln, die dies hervorbringen, sind hauptsächlich die Flectoren und Extensoren der Augen, aber auch die Heber und Senker werden eine Rolle dabei spielen. Bei der Rotation des Thieres wird eine Verlagerung seiner Axe zum Horizont nicht bewirkt. Es sind aus diesen und andern Gründen die Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe durchaus von den Compensationsbewegungen der Augen zu trennen. Die receptorischen Organe, welche beide Phaenome vermitteln, sind dieselben, aber die Reizqualitäten, welche durch sie zum Centralnervensystem gelangen, sind sicher verschieden.

Die Ausschläge der Augen bei passiver Rotation sind verwindert 1) nach Schwärzung der Corneae, 2) nach Fortnahme beider Statocysten und 3) nach Durchschneidung beider Schlundcom-

missuren (4. Seite 521 u. 523, 4. II. Seite 592). Sie verschwinden ganz 1) nach Schwärzung der Corneae und Herausnahme der Statocysten, 2) nach Herausnahme der Statocysten und Durchschneidung beider Schlundcommissuren und werden sehr stark herabgesetzt nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren und Schwärzung der Corneae. Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur macht das gleichseitige Auge kleinere Ausschläge als das gekreuzte. Es geht hieraus hervor, dass drei Factoren zusammenkommen müssen, damit die normalen Bewegungen zu Stande kommen können: Photische Reize, Reize, die durch die Statocysten vermittelt werden und Reize, die vom Bauchmark zugeleitet werden, ganz wie bei den Compensationsbewegungen, nur dass hier die photischen und die Bauchmarkreize eine grössere Rolle spielen. Auch der centrale Endpunkt der in Betracht kommenden Statocystenfasern ist der gleiche (nämlich das Neuropilum Antennarii I laterale). Nach Fortnahme der Globuli werden die Augenbewegungen bei passiver Rotation nicht verändert, (4. II. Seite 623), und die quere Verbindung beider Gehirnhälften durch die vor dem Mittelloch gelegenen Commissuren ist hier wie dort absolute Bedingung. Trotzdem behaupte ich, dass die Reize, welche diese Bewegungen zu Stande bringen, andere sind, als bei den Compensationsbewegungen. Für die Statocysten habe ich Beweise beigebracht, dass ihre Wirkung bei den Compensationsbewegungen durch Beeinflussung von Seiten der Anziehungskraft der Erde hervorgerufen wird, während sie bei den Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalaxe auf Remanenzbewegung beruht. Die vom Bauchmark kommenden Reize können hier nicht durch einen unsymmetrischen Zug an den Beinen hervorgerufen werden, da die Gleichgewichtslage des Thieres gar nicht geändert wird, sondern nur durch den auf beiden Seiten gleichmässigen aber verschieden gerichteten Zug, der durch die Centrifugalkraft auf die Beine und Gelenke beider Seiten ausgeübt wird. Für das Zustandekommen dieser Bewegungen können dieselben grob anatomischen Bahnen d. h. dieselben Nervenfasern in Anspruch genommen werden, wie bei den Compensationsbewegungen, so dass das Schema Taf. XVII, Fig. 8 auch für diese gilt. Die in diesen Bahnen in Action tretenden Primitivfibrillen dürften allerdings andere sein.

Das Gehirn als Reflex hemmendes Organ.

Durch die in den vorhergehenden Mittheilungen beschriebenen Versuche an Carcinus und meine vergleichenden Studien am Centralnervensystem anderer Arthropoden (9) glaube ich erwiesen zu haben, dass im Gehirn dieser Thiere unter anderem ein Reflex hemmendes Organ zu sehen ist. Das leichte Eintreten der Reflexe und ihr langes Andauern, das nach Durchschneidung der Schlundcommissuren auftritt, legt beredtes Zeugniss dafür ab. Ich erinnere an die erhöhte Reflexerregbarkeit bei so operirten Carcini, Astaci und Hydrophili, an die fast unausgesetzt ausgeführten Gang-, Reinigungs- und Fütterbewegungen dieser Thiere, an das Ueberfüllen des Magens mit Nahrung und die ungehemmte Ausführung der Copulation bei Carcinus (4. II. Seite 596 u. 598). Es treten Reflexe bei subnormalen Reizen ein und Reflexe auf einen einfachen Reiz, welche beim normalen Thier mehrerer, verschiedener Reize zur Auslösung bedürfen (Fütterbewegungen, Copulation). Bei Carcinus gelang es, die Orte des Gehirns, wo wenigstens die meisten Hemmungen zu Stande kommen, zu lokalisiren. Es sind dies die Globuli (4. II. Seite 624). Da schon nach Fortnahme eines Globulus deutlicher Hemmungsmangel auftritt, so ist anzunehmen, dass das Zusammenarbeiten beider Globuli bei den Hemmungsprocessen unumgänglich nöthig ist. Es geht dies auch daraus hervor, dass bei Spaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch, wodurch die queren Commissuren zwischen beiden Globuli durchschnitten werden, erhöhte Reflexerregbarkeit und andere Zeichen mangelnder Hemmung auftreten (4. II. Seite 618). Zum Theil kann der Hemmungsantheil auf den Fortfall hemmender Reize zurückgeführt werden, zum Theil wird die Hemmung aber auf complicirtere Vorgänge zurückzuführen sein. — Das Licht übt auf normale Thiere ohne Zweifel einen hemmenden Einfluss aus. Sie sitzen bei Tage still in einer möglichst dunklen Ecke, wenn sich nicht grade eine Jagdgelegenheit auf Palaemon bietet. Beim Dunkelwerden kommen sie dann aus ihren Verstecken heraus und unternehmen grosse Wanderungen. Da nun ein starkes Faserbündel von jedem Opticus durch eine quere, vor dem Mittelloch gelegene Commissur zum gekreuzten Globulus geht (Tractus optico globularis), so ist wohl anzunehmen, dass das ewige Herumwandern und Klettern der Thiere, denen die Glo-

buli entfernt sind, oder das Gehirn bis zum Mittelloch gespalten ist, hauptsächlich auf den Fortfall der Hemmung durch das Licht zurückzuführen ist.

Zum Zustandekommen der Umklammerung und der Copulation ist bei einem normalen Männchen mehrerlei nothwendig: Einmal ein Gegenstand von einer gewissen Grösse, der bei der Berührung mit der Bauchseite bestimmte mechanische Reize ausübt; dieser Gegenstand muss ein Carcinus sein, muss weiblichen Geschlechtes und eben gehäutet sein. Diese letzten drei Qualitäten werden wahrscheinlich alle durch einen Reiz erfüllt, nämlich durch einen chemischen Reizstoff, welcher nur von weiblichen, eben gehäuteten Carcini ausgeht (die Beweise dafür 4. Seite 519). (Selten sieht man ein Männchen auf dem Rücken eines anderen sitzen, wobei das obere das untere mit einem oder mehreren Beinen umklammert hält. Hier ist zweifelhaft, ob dies überhaupt mit Copulation irgend etwas zu thun hat.) Thiere, denen beide Commissuren durchschnitten, das Gehirn gespalten oder die Globuli entfernt sind, sieht man nun sehr häufig Männchen, ungehäutete Weibchen oder Steine resp. Holzstücke von der Grösse eines Carcinus in der schönsten Weise umklammern und versuchen, die Copulation damit vorzunehmen. Es genügt bei diesen Thieren also zum Zustandekommen des Umklammerungsreflexes der mechanische Reiz, den ein Gegenstand von Carcinusgrösse auslöst. Giebt man ihnen ein eben gehäutetes Weibchen, so stürzen sie sich sofort darauf los (beim Commissurlosen kann allerdings von einem Darauflostürzen kaum die Rede sein) unter Aufgebung ihres Holzstückes oder, was es war, und vollziehen mit ihm die Copulation. Sie sind also noch sehr für den zweiten für das normale Thier nothwendigen Reiz, den chemischen Stoff, empfänglich, aber sie beantworten schon den einfachen Berührungsreiz mit dem Umklammerungsreflex, sie entbehren also einer Hemmung. (Es soll mir nicht jemand kommen und behaupten, diese Thiere litten nur an Gedächtnisschwäche und erinnerten sich erst der zur Copulation allein geeigneten gehäuteten Weibchen, wenn sie in ihre Nähe kommen!)

Durch die Hemmungen, welche das Gehirn ausübt, gewinnt das Verhalten der Thiere das Zweckmässige. Diese Zweckmässigkeit ist tief in ihre Natur eingepflanzt, in einer langen phylogenetischen Entwicklungsreihe erworben und von Eltern auf

Kinder vererbt. Sie wird nicht im Laufe des individuellen Lebens etwa durch Erfahrungen erworben, sie ist kein Verdienst des einzelnen Thieres, sondern wird jedem Exemplar bereits im Ei in potentia mitgegeben; sie ist bei allen Thieren die gleiche, ist beim jüngsten Individuum, das eben seine Entwicklung beendet, dieselbe wie beim greisen Carcinus. Es soll nun keineswegs damit gesagt werden, dass alle zweckmässigen Reflexe im Gehirn zu Stande kommen; denn es kann Niemandem zweifelhaft erscheinen, dass die Vertheidigung, die ein commissurloses Thier beim Festhalten eines Beines zeigt, die Aufnahme von Nahrung u. s. w. zweckmässig sind. Es sind also schon im Bauchmark allein nervöse Verbindungen vorhanden, welche für das Thier von der grössten Bedeutung sind; aber im Kampf um's Dasein, in der freien Natur ist das Thier ohne Gehirn weit unterlegen, es muss bald sein Ende finden, weil ihm eine Menge von zweckmässigen Reflexen, die erst im Gehirn zu Stande kommen, fehlen.

Es ist nun noch die Frage zu entscheiden, ob diesen Thieren unter Anwendung des am Anfang dieser Untersuchung (4. Seite 486 und folgende) aufgestellten Maassstabes psychische Qualitäten zukommen, oder ob sie reine Reflexmaschinen sind. Ich behaupte auf das bestimmteste das letztere. Bei den vielen normalen Thieren, die ich untersuchte und von denen ich einzelne durch Wochen beobachtet habe, konnte ich nie etwas feststellen, was man mit Fug und Recht als Lernen bezeichnen könnte. Es könnte vielleicht jemand das Benutzen andrer Extremitäten bei der Umdrehung als der eigentlichen Umdrehbeine nach Verlust dieser als gelernt zu bezeichnen belieben (4. Seite 513). Wie ich schon angedeutet, wäre dies aber wohl sicher nicht richtig. Wir müssen vielmehr das Zustandekommen der Umdrehung unter den veränderten Bedingungen als eine Anpassung ansehen, die jedem Carcinus bereits im Ei mitgegeben ist, etwa wie das Vermögen ein abgeschnittenes Bein zu regeneriren. Denn: Bei allen Thieren, bei denen diese oder jene bei der Umdrehung thätigen Beine abgeschnitten werden, treten die gleichen Ersatzerscheinungen auf und zwar gleich nach der Operation in derselben Vollkommenheit wie nach Wochen. (Auch beim Thier mit durchschnittener Schlundcommissur wurden diese Ersatzerscheinungen constatirt). Selbst dann, wenn die Thiere sich mit Hülfe andrer Beine einige Tage oder Wochen nach Fortnahme der eigentlichen Umdreh-

beine besser umdrehen könnten als am ersten Tage, so wäre damit für ein Lernvermögen nichts bewiesen. Es hiesse das weiter nichts, als dass prädisponirte Bahnen, die bis dahin wenig benutzt wurden, sich ausgefahren haben, dass die vermittelnden Primitivfibrillen vermehrt, verstärkt oder ihr Elementargitter durchlässiger geworden ist, nicht, dass etwas neu erworben ist.

Man sollte meinen, dass, wenn überhaupt psychische Qualitäten vorhanden sind, sich dies am ehesten dort zeigen würde, wo es gilt, das Leben zu retten oder sich Widersachern zu entziehen. Aber auch hiervon ist bei Carcinus nicht die Rede. Ich habe beschrieben, dass nach Verklebung eines (sagen wir des rechten) Auges ein Thier direct auf den angreifenden Gegenstand zuläuft, wenn man ihn von der rechten Seite heranführt (4. S. 509).

Es wäre möglich, dass unseren Thieren bereits ab ovo die Fähigkeit zukäme, ihre Hauptfeinde zu recipiren (etwa auf chemischen Wege wie das geschlechtsreife Weibchen und die Nahrung) und auf Grund dieser Reception bei ihrem Herannahen die Flucht zu ergreifen. Dies ist nicht der Fall. Man sollte nun erwarten, dass sie, im Falle sie besässen auch nur einen ganz geringen Grad von Combinationsvermögen, lernen müssten, sie zu erkennen.

Ich habe, um dies zu prüfen, verschiedene Versuche angestellt:

Ein Carcinus wird in ein Bassin gesetzt, in dem sich eine Eledone (Tintenfisch) befindet. Die Eledone sitzt zusammengezogen in der äussersten, dunkelsten Ecke. Der Carcinus kommt in ihre Nähe, und sofort schleudert die Eledone ihre Tentakeln auf ihn und zieht den sich Sträubenden unter ihren Mantel. Ich befreie nun schnell den Carcinus aus der Umschlingung und setze ihn in die entgegengesetzte Ecke des Bassins. Er läuft jetzt wieder und zwar ziemlich direct auf die Eledone los, denn dort ist es am dunkelsten. Er wird wieder gefasst und wieder befreit und läuft von neuem auf die Eledone zu, anstatt ruhig in der entfernten Ecke zu bleiben, in die ich ihn gesetzt. — Dies Experiment habe ich bei verschiedenen Carcinusexemplaren 5 und 6 mal hintereinander mit dem gleichen Erfolg gemacht, gleichgültig, ob die Versuche mit demselben Exemplar direct hintereinander oder mit Zwischenpausen angestellt wurden. Am Schluss überliess ich dann immer der Eledone ihre wohlverdiente Beute.

Es wird ein Stück Fleisch auf den Boden des Aquariums gelegt, und die Hand in einiger Entfernung darüber gehalten. Der Carcinus kommt heran, das Fleisch zu holen, wird dabei mit der Hand erfasst, tüchtig gezwickt und wieder freigelassen. Nach einigen Minuten wird dasselbe von neuem gemacht. Er kommt wieder zu dem Fleisch ungeachtet der darüber lauernden Hand und wird wieder gepackt und malträtirt. Dies kann man täglich wiederholen, ohne dass der Carcinus lernte, dass es ihm schlecht ergeht, wenn die Hand über dem Fleisch schwebt.

Zum Vergleich gebe ich hier noch einen Beweis für die Unfähigkeit der Crustaceen, auch nur die einfachsten Dinge zu lernen von einem anderen Vertreter dieser Thiergruppe.

In einem Bassin hatte ich in Neapel einige Carcinus und ein Dutzend Palaemon zusammen. Wie schon erwähnt, jagt Carcinus „sehr gerne" Palaemon. Entweder läuft er ihnen nach (aber nur in flachem Wasser), oder er ergreift sie, wenn sie an ihm vorbei schwimmen, mit der Scheere. Die Palaemon setzten sich nun vom ersten Tage an mit Vorliebe den Carcini auf den Rücken. Jedesmal griffen diese nach ihnen, die Palaemon sprangen mit einem heftigen Schwanzschlag schnell fort, kamen aber sehr bald wieder. Im Verlauf einer Woche waren alle Palaemon mit Ausnahme eines nach und nach von den Carcini ergriffen und verzehrt worden. Aber auch dieser letzte hatte nocht nicht gelernt, dass die Carcini seinem Geschlecht und ihm speciel nachstellten, sondern setzte sich wieder und wieder den schwarzen Thieren auf die Nase, bis auch ihn das Schicksal seiner Kameraden traf.

Nach alle dem glaube ich berechtigt zu sein, den Crustaceen und speciell unserem Carcinus jede Art von psychischen Qualitäten abzusprechen.

Rückblick.

„Denn unser Wissen ist Stückwerk."
1. Corinther, Cap. 13.

Als ich vor drei Jahren diese Arbeit begann, hoffte ich in der Erkenntniss des anatomischen Aufbaues des Nervensystems von Carcinus soweit zu kommen, dass ich ungefähr alle Nervenelemente in ihren Verzweigungen aufdeckte. Ihren Verlauf dachte ich mir nach den vorliegenden Vorarbeiten nicht allzu complicirt, und

Tabellarische Zusammenstellung der hauptsächlichen nach Operationen am Gehirn, den Statocysten und den Augen auftretenden Erscheinungen.

	1 Schwärzung beider Corneae	2 Fortnahme beider Statocysten	3 Fortnahme einer Statocyste	4 Durchschneidung beider Schlundcommissuren	5 Durchschneidung einer Schlundcommissur	6 Fortnahme beider Globuli	7 Fortnahme eines Globulus	8 Spaltung des Gehirns von vorne bis zum Mittelloch	9 Spaltung des Gehirns von hinten bis zum Mittelloch	10 Fortnahme der Cellulae superiores mediales	11 Fortnahme einer Hälfte der Cellulae superiores mediales
Leitung mechanischer Reize von einer Gehirnhälfte auf die andre									fällt fort		
Leitung optischer Reize von einer Gehirnhälfte auf die andre								fällt fort			
Negativer Phototropismus	fällt fort			fällt fort		fällt fort	geschwächt	fällt fort			
Reflexhemmung	verändert			fällt fort	fällt einerseits fort	fällt fort	herabgesetzt	fällt fort			
Compensations-Bewegungen der Augen	geschwächt	stark geschwächt	geschwächt, besonders gekreuzt	verändert	unsymmetrisch verändert			fällt fort	kaum geändert	fällt fort	fällt fort
Bewegungen der Augen bei passiver Rotation um die Vertikalachse	geschwächt	stark geschwächt	geschwächt	geschwächt	gleichseitig geschwächt			fällt fort		?	?
Bewegungen der Augen beim Laufen				fällt fort	geschwächt, besonders gleichseitig						
Seitwärtsgang				fällt fort	fällt gleichseitig fort					fällt fort	fällt gleichseitig fort
Statocystentonus		fällt fort	fällt gleichseitig fort	fällt fort	fällt gleichseitig fort						
Coordination in der Schrittzahl		fällt fort	fällt gekreuzt fort		fällt gekreuzt fort	fällt fort	fällt gekreuzt fort	fällt fort			
Sicherheit der Bewegungen		fällt fort		fällt fort	fällt gleichseitig fort						
Auflegen des letzten Beinpaars auf den Rücken zur Umdrehstellung bei suspendirter Bauchlage		tritt auf	tritt gleichseitig auf	tritt auf	tritt gleichseitig auf	tritt auf	tritt gleichseitig auf		tritt häufig auf		

ich glaubte durch physiologische Experimente die Bedeutung der einzelnen klarlegen zu können. Damals schien es, dass, wenn dies erreicht wäre, wir dem Verständniss der nervösen Vorgänge sehr viel näher gekommen wären, da die Nervenfasern als das Leitende angesehen werden durften. Durch die epochemachende Arbeit Apáthy's (1) ist diese Hoffnung in ihren Grundlagen erschüttert. Durch sie ist es zur höchsten Wahrscheinlichkeit geworden, dass die Nervenfasern das leitende Element nicht sind, dass sie es nur einschliessen. Damit haben die Neurone aufgehört, eine physiologische Einheit zu sein. Um das zu erreichen, was ich mir damals vorgesteckt, ist es jetzt nöthig, eine genaue Kenntniss von dem Verlauf einer jeden einzelnen der in den meisten Nervenfasern nach Dutzenden zählenden Primitivfibrillen zu haben. Ja auch das würde noch nicht genügen; man müsste alle Elementarfibrillen, die die einzelnen Primitivfibrillen zusammensetzen und die wir dort, wo sie zu Primitivfibrillen vereinigt sind, überhaupt noch nicht als Individuen zu erkennen vermögen, in ihrem Verlauf übersehen können. Bei der ausserordentlichen Feinheit dieser Gebilde, die zum Theil für unsere heutigen optischen Hülfsmittel bereits an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, bei ihrem vielfach gewundenen und complicirten Verlauf ist die Erfüllung dieser Bedingung undenkbar.

Aber auch schon mein anfänglicher Wunsch, die groben Kabel, in denen die Primitivfibrillen verlaufen, in Vollkommenheit darzustellen, ist nicht in Erfüllung gegangen. Nur ein Theil konnte dargestellt werden und der auch nicht einmal in Vollkommenheit. Es erwies sich, dass diese Kabel viel complicirter verliefen, als ich ursprünglich angenommen hatte, vor allem, dass ich der Methode sie darzustellen, der Ehrlich'schen Methylenblaumethode, zuviel zugetraut hatte, mehr, als sie erfüllen kann. Dazu kam, dass das Reflexleben des Versuchsthieres viel verwickelter ist, als ich erwartet.

Trotzdem glaube ich einiges herausgebracht zu haben, was nicht ohne Bedeutung ist. Am wichtigsten ist jedenfalls der Nachweis, dass die Ganglienzellen zum Zustandekommen von Reflexen nicht nothwendig sind. Dadurch ist so manche althergebrachte, bequeme und fast als bewiesen angenommene Hypothese über den Haufen geworfen, und es erwachsen uns neue Schwierigkeiten, die nervösen Vorgänge zu erklären.

Ueberall wo wir versuchen tiefer in das Weben der Natur einzudringen, stellen sich neue Hindernisse in den Weg. Wir erkennen auf Schritt und Tritt, dass die Mittel, deren sich die Natur bedient, viel verwickelter sind, als wir erwartet. Wir glauben einen Schleier zu heben und sehen hundert neue, dichtere vor uns; wir wollen ein Räthsel lösen, und tausend neue thürmen sich vor uns auf. So bin ich auch jetzt, wo ich meine ganze Arbeit überblicke, zu dem traurigen Befunde gekommen, dass für die faktische Erkenntniss nichts dadurch gewonnen ist.

Fände man nicht Befriedigung in dem Suchen nach Erkenntniss, man würde die Hände verzweifelnd in den Schoss legen und sagen: Es ist zu schwer für uns Menschen.

Literatur-Verzeichniss.

1. Apáthy, Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel Bd. 12. Heft 4. 1897.
2. Simon, Journal international d'Anatomie et de Physiologie 1896.
3. Allen, Quarterly Journal of microscop science, Vol. 36, Part. 4. 1894, I., II und III.
4. Bethe, Das Nervensystem von Carcinus Maenas. Archiv f. mikr. Anat. Bd. L. I. Theil, I. u. II. Mittheilung.
5. Bethe, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXXIV. 1895.
6. Bethe, Biolog. Centralblatt Bd. XV. 1895.
7. Exner, Entwurf z. einer physiol. Erklärung d. psych. Erscheinungen. Leipzig und Wien 1894.
8. Parker, Mittheilungen der zool. Station zu Neapel. Bd. XII.
9. Bethe, Pflügers Archiv. Bd. LXVIII. 1897.
10. Ewald, Das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI u. XVII.

Tafel XVI.

Alle Figuren beziehen sich auf Carcinus Maenas und sind mit dem Zeichenapparat entworfen, mit Ausnahme der Fig. 16 u. 17. Soweit es irgend möglich war, wurden die einzelnen Fibrillen genau

mit dem Zeichenapparat eingetragen. Bei einigen (Fig. 1 und 1 *a*, Fig. 4, 5 und 12) war dies nicht in vollem Umfange möglich, aber auch hier glaube ich versichern zu können, dass die Figuren genaue Abbilder der Präparate sind. Mit Ausnahme von Fig. 16 u. 17 sind alle Abbildungen mit einer Leitz'schen Oelimmersion $^1/_{16}$ und dem Ocular I bei einer Tubuslänge von 174 mm gezeichnet.

Fig. 1, 1 a, 4, 5 und 16 sind nach fixirten Methylenblaupräparaten gezeichnet, Fig. 17 nach einem frischen Methylenblaupräparat. Die übrigen Figuren nach meiner Primitivfibrillenmethode.

Fig. 1 u. 1 *a*. Motorisches Neuron des Opticus aus zwei Schnitten einer Serie.
Fig. 2. Primitivfibrille mit Verzweigungen aus dem Globulus.
Fig. 3. Querschnitt aus dem ventralen Theil des Opticus.
Fig. 4 u. 5. Zwei Commissurelemente aus dem Bauchmark.
Fig. 6. Längsschnitt durch den ventralen Theil des Opticus.
Fig. 7. Längsschnitt durch den Eintritt des Antennarius II in's Gehirn aus einer Querschnittsserie.
Fig. 8. Eine Cellula inferior lateralis.
Fig. 9. Längsschnitt durch Statocystenfasern beim Eintritt in den Globulus.
Fig. 10. Querschnitt durch den dorsalen Theil des Tegumentarius.
Fig. 11. Eine Cellula superior medialis.
Fig. 12. Eine Cellula angularis.
Fig. 13. Querschnitt durch das Neuropilum Antennarii II posterius.
Fig. 14. Längsschnitt durch den Antennarius I dicht am Gehirn.
Fig. 15. Cellula inferior medialis.
Fig. 16. Ein Commissurelement des Gehirns.
Fig. 17. Zwei Nervenfasern des Opticus nach einem frischen Methylenblaupräparat *a* u. *b* in glattem Zustande, a_1 und b_1 nach der Bildung von Perlschnüren.
Fig. 18. Mittlerer Theil eines Querschnitts durch den Antennarius II dicht am Eintritt in das Gehirn.

Tafel XVII.

Fig. 1. Motorische Faser des Antennarius II beim Eintritt in das Gehirn. Aus einer Frontalserie nach einem Präparat mit meiner Primitivfibrillenmethode. Leitz Oelimmersion $^1/_{16}$, Ocular I Zeichenapparat. *a* = Ast, welcher zur Ganglienzelle geht. *p* = Periphere Faser.
Fig. 2. Ganglienzelle des Typus *k* Apáthy's von Hirudo. Nach einem Schnitt, der mit meiner Primitivfibrillenmethode gefärbt ist. Leitz Oelimmersion $^1/_{16}$, Ocular I, Zeichenapparat. Die Zeichnung ist mit Benutzung der Mikrometerschraube gemacht, sodass nur die Umrisse der Zelle und die Meridianfasern mit dem Zeichenapparat entworfen sind.
Fig. 3. Schematische Zeichnung zur Demonstration des Primitivfibrillen-

verlaufs in den motorischen und receptorischen Elementen der zweiten Antenne.

Fig. 4. Schematische Zeichnung zur Demonstration des Primitivfibrillenverlaufs in den Nervennetzen.

Fig. 5—8. Schematische Zeichnungen des Verlaufs einiger Nervenfasern, welche für die Erklärung einiger Reflexe in Frage kommen.

Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese.

Von

F. K. Studnička in Prag.

In diesem Archiv hat vor kurzer Zeit unter dem Titel: „Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen“[1]) Prof. Schaffer eine Abhandlung veröffentlicht, in der er einige Divergenzen, die zwischen seiner Arbeit „über das knorpelige Skelett des Ammocoetes“[2]) und meiner Abhandlung „über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen“[3]) bestehen, besprochen hat.

Wie Schaffer am Anfange der betreffenden Abhandlung ganz richtig bemerkt, sind die Unterschiede zwischen unseren Anschauungen daraus zu erklären, dass wir ein theilweise verschiedenes Material untersucht haben, er Ammocoetes und in Metamorphose stehende Thiere, ich wieder hauptsächlich erwachsene Petromyzonten. Er sagt unter anderem: „St. gründet einige principiell von den meinen abweichende Anschauungen

1) Archiv f. mikr. Anatomie 1897, Bd. L. pag. 170.
2) Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1896, Bd. LXI. pag. 606.
3) Archiv f. mikr. Anatomie 1897, Bd. XXXXVIII. pag. 606.

auf das Studium des Schwanzflossenknorpels, den ich gar nicht untersucht habe." Ich lege dieser Thatsache eine grössere Wichtigkeit bei.

Die Divergenzen zwischen unseren Arbeiten sind aus dem angeführten Grunde wirklich leicht zu erklären. Während ich zum Beispiel in meiner Arbeit aus den Verhältnissen in der Schwanzflosse auf diejenigen in anderen Theilen des Körpers (obere Bogenstücke) geschlossen, war es Schaffer möglich, wieder die von mir nicht direct verfolgte Bildung der oberen Bogen zu beschreiben, und auch er verallgemeinert jetzt das Gefundene. In seinen „Bemerkungen" bezweifelt er z. B. die Richtigkeit meiner Befunde in dem Schwanzflossenknorpel, und auf seine früher erwähnten Befunde sich stützend, erklärt er näher, wie man sich die Bildung des Knorpels an jener Stelle vorstellen solle.

Aehnlich verhält es sich mit unseren Beschreibungen der beiden Knorpelarten der Cyclostomen; „des blau sich färbenden" oder „weichen" Knorpels und des „gelben" oder „harten" Knorpels[1]).

Was den ersteren betrifft, so findet Schaffer darin keine Knorpelkapseln und nur in den „Bemerkungen" (pag. 174) spricht er von Andeutungen solcher; doch hat er diese Knorpelart nur in dem Kiemenkorbe und der Riechkapsel des Ammocoetes untersucht. Ich beobachtete einen ähnlichen Knorpel ausser an den genannten Stellen auch in dem Skelette der Schwanzflosse, und ich fand an dieser Stelle ganz deutliche Knorpelkapseln; doch ich vergass in meiner Arbeit (pag. 610) nicht zu bemerken, dass an anderen Stellen in diesem Knorpel die Knorpelkapseln wirklich fehlen können, wobei ich an ein Verschmelzen derselben dachte.

Schaffer betont das Fehlen der Knorpelkapseln als etwas primäres, ich dagegen, auf das Studium des Schwanzflossenknorpels und das der Histogenese des „blau sich färbenden" Knorpels mich stützend, lege in meiner Arbeit den Knorpelkapseln eine viel grössere Wichtigkeit bei.

Schaffer zweifelt an der Richtigkeit meiner Angaben

---

1) Die Namen: der „harte" und der „weiche" Knorpel wurden von Schaffer neu eingeführt.

über die Existenz der Knorpelkapseln, obzwar ich dieselben auf meiner Taf. XXX, Fig. 9 deutlich genug abgebildet habe. Er meint, es könnte sich da nur um Andeutungen solcher handeln, wie er sie auch in dem Kiemenknorpel gefunden. Ich muss an dieser Stelle meine diesbezüglichen Angaben vollkommen aufrechthalten; denn auf allen meinen Präparaten finde ich dünne, mit Hämatoxylin blau sich färbende Hüllen der Knorpelzellen ganz deutlich; und dazu finde ich noch etwas, was ich früher bei Petromyzon übersehen habe, dass sich nämlich zwischen diesen Hüllen eine feine Schichte gelber Grundsubstanz ausscheidet. Diese gelbe Grundsubstanz fand ich schon früher bei Myxine, wo sie viel deutlicher ist, und habe dies in meiner Arbeit auch erwähnt[1]).

Den Knorpel der Schwanzflosse muss man aus diesem Grunde für einen höher organisirten als jenen des Kiemenkorbes oder der Riechkapsel halten.

Bei dem „gelben" Knorpel, wo die Zellen von zwei Hüllen umgeben sind, lässt sich die innere von ihnen durch manche Farben färben, welche die äussere nicht aufzunehmen fähig ist. In meiner Arbeit spreche ich einfach von einer äusseren und einer inneren Zone der Knorpelkapsel, indem ich die Thatsache betone, dass sich zwar einzelne solcher „Zonen" in die Grundsubstanz umwandeln können, in unserem Falle jedoch beide den Habitus von Kapseln haben. (Vergl. unsere Arbeit Taf. XXX, Fig. 2.) Schaffer bezeichnet nur die innere von den Zonen als Knorpelkapsel, indem er die äussere mit der Grundsubstanz anderer Knorpel vergleicht und gleich so benennt. In der Deutung der Homologien stimme ich mit Schaffer vollkommen überein, der Unterschied liegt nur in den Namen.

Aehnlich handelt es sich bei der Benennung des Typus des Knorpels der Cyclostomen als „Parenchymknorpel" (ich in meiner Arbeit) oder „Zellenknorpel" (Schaffer in den „Bemerkungen") nur um blosse Namen. Ich habe in meiner Abhandlung betont, dass der betreffende Knorpel wirklich einen

1) Pag. 614 . . . „Man kann sehr oft in den Septen zwischen den blau sich färbenden Knorpelkapseln eine spärliche gelbe Grundsubstanz entdecken; so was findet man z. B. in den Knorpeln der Schwanzflosse, welche man in Folge dessen nicht mit Sicherheit zu diesem oder jenem Knorpeltypus rechnen kann."

eigenthümlichen Typus darstellt, was früher Schaffer nicht genug anerkannt hat, und dass er einen besonderen Namen verdient. Diese Ansichten theilt jetzt, wie ich aus den „Bemerkungen" ersehe, Schaffer mit mir. Das betrachte ich als etwas Wichtigeres. Mit welchem Namen man jetzt den Knorpel benennen will, ist weniger wichtig. Wie wir wissen, hat ihn bisher fast ein jeder Forscher mit einem anderen Namen bezeichnet, und wird dies vielleicht auch weiter geschehen, bis endlich auch die histologische Nomenklatur von einer internationalen Commission geregelt sein wird.

Ich will jetzt in den folgenden Zeilen näher auf die Histogenese des Knorpels der Cyclostomen eingehen; denn hier sind die Divergenzen zwischen meinen Ansichten und denen von Schaffer wichtiger und von principieller Bedeutung, so dass ich sie auch von meinem eigenen Standpunkte zu beleuchten wünsche.

Wie in den in der letzten Zeit erschienenen Arbeiten und besonders denen von Schaffer und mir beschrieben wurde, bildet sich bei den Cyclostomen im postembryonalen Leben der Knorpel aus folgenden Bindegewebearten:

1. Aus dem festen Bindegewebe der Perichondrien und Fascien (Schaffer l. c. pag. 649, meine Arbeit pag. 622). Die Zellen dieses Bindegewebes, dieselben, die früher die dichten Bindegewebefasern ausgebildet haben, vergrössern sich, lagern sich dann dichter aneinander, und scheiden eine Knorpelkapsel aus. Dabei werden die Bindegewebefasern in der Grundsubstanz des Knorpels (durch die Wirkung der Zellen) aufgelöst.

2. Aus dem lockeren Bindegewebe (meine Arbeit pag. 624). Dieses Gewebe steht auf einer niedrigeren Stufe als das frühere[1]); es können sich also, schon theoretisch genommen, um so eher die Zellen desselben zu Knorpelzellen umbilden. Die einzelnen, früher nackten, Zellen scheiden Knorpelkapseln aus; dabei verknorpeln, wie wir das deutlich sehen können, auch die Fortsätze der Zellen[2]).

1) Es ist einem Schleimknorpel ganz nahe verwandt.

2) Schaffer zweifelt an der Richtigkeit dieser letzteren Beobachtung („Bemerk." pag. 186), von welcher man sich doch bei der Myxine leicht überzeugen kann (vergl. unsere Arbeit Tafel XXXI, Fig. 6). Es ist das eigentlich nichts Besonderes, selbst Schaffer betont („Bemerk." pag. 175), dass die Knorpelzellen auch in der Ferne

3. Aus dem sog. Schleimknorpel (Schaffer l. c. pag. 645, meine Arbeit pag. 634). Die kleinen Zellen des Schleimknorpels liegen locker in einer Grundsubstanz, die von feinen Fasern durchgelaufen wird. Bei der Umbildung zum Knorpel vermehren und vergrössern sie sich, so dass sie jetzt ein Gewebe von dichtliegenden Zellen bilden (Taf. XXX, Fig. 11 unserer Arbeit). Erst dann scheiden sie die neue knorpelige (härtere) Grundsubstanz aus. Der ganze Vorgang geht während der Metamorphose des Thieres schnell vor sich.

In diesem Falle sehen wir deutlich, dass dieselben Zellen[1]), die schon früher eine andere Grundsubstanz und Fasern ausgeschieden, jetzt am Ende des larvalen Lebens sich durch Bildung von Knorpelkapseln zu wirklichen Knorpelzellen umwandeln, und dass es da keine besondere Zellen gibt, die während des früheren Lebens unthätig warten sollten, ehe sie ihre definitive Form erreichen.

4. Aus dem Vorknorpel, wie ich jenes Gewebe nenne, oder dem blasigen Stützgewebe nach Schaffer (meine Arbeit pag. 636). Es ist das ein Parenchym von dicht liegenden Zellen, ganz ähnlich, wie wir es in einem Stadium der Umwandlung des Schleimknorpels sahen (vgl. meine Arbeit Taf. XXX, Fig. 11 mit Taf. XXXI, Fig. 11). In meiner Arbeit (pag. 637) bezeichne ich dieses Gewebe als „einen umgewandelten, etwa wie in der Entwickelung zu wirklichem Knorpel zurückgehaltenen Schleimknorpel". Auch Schaffer („Bemerk." pag. 186) glaubt mit mir, dass er aus einem Schleimknorpel direkt entstanden ist. Wie ich gezeigt habe, gehört dieser Vorknorpel zu den bleibenden Geweben der Cyclostomen, und nur hier und da bilden sich seine Zellen zu Knorpelzellen um. Dass es möglich sei, ist aus der nahen Verwandtschaft zu dem Schleimknorpel ganz erklärlich. Schaffer jedoch glaubt das nicht und meint, dass nur besondere kleine indifferente Zellen (Chondro-

---

Knorpelsubstanz ablagern können, und dass durch deren Wirkung elastische Fasern verknorpeln, warum könnten da nicht eigene Fortsätze der Zellen verknorpeln?

1) „Die Zellen des Schleimknorpels vermehren sich durch Theilung und wachsen unter gleichzeitigem Verlust ihrer protoplasmatischen Fortsätze zu typischen Knorpelzellen mit kugeligem Kern um." (l. c. pag. 647.)

blasten), die zwischen den grossen Zellen liegen, sich zu Knorpelzellen umbilden können („Bemerk." pag. 187). So etwas ist vielleicht wirklich in den höher entwickelten Formen des Vorknorpels zu finden. Wie ich gefunden, ist nämlich dieses Gewebe in dem Körper der Cyclostomen in verschiedenen Formen vertreten; neben ganz einfachen sehen wir da auch sehr hoch differenzirte, wie zum Beispiel jenes des Zungenbeinkiels. Hier haben die Zellen ein homogenes Plasma und feste Hüllen.

Die Bildung des Knorpels aus den primitiveren Formen des Vorknorpels lässt sich auf diejenige aus dem Schleimknorpel zurückführen.

5. Aus dem axialen Bindegewebe der Schwanzflosse (dem „blasigen fetthaltigen Bindegewebe" meiner Arbeit pag. 629). Durch das nähere Studium des Bindegewebes der Petromyzonten, über welches ich in der nächsten Zeit einen Bericht geben will, fand ich, dass das axiale Bindegewebe der Schwanzflosse von dem fetthaltigen blasigen Füllgewebe, wie wir ein solches in dem Körper der Thiere (dort wo die oberen Bogen entstehen sollen) sehen, verschieden ist. Es ist viel primitiver als dieses, nicht so specialisirt, und das Fett spielt hier eine kleine Rolle. Es ist sehr nahe dem „Vorknorpel" verwandt. Die allmählichen Uebergänge der ziemlich grossen Zellen dieses Gewebes zu den Knorpelzellen sieht man so deutlich, dass es überhaupt nicht möglich ist daran zu denken, dass sich hier der Knorpel auf eine andere Weise nur aus besonderen kleinen Bildungszellen (die man da nicht sieht) bilden sollte[1]). Die betreffende Stelle sieht auf unseren Präparaten ganz anders aus als jene Stellen, wo sich in der Metamorphose die oberen Bogen bilden[2]). Das eine kann man konstatiren: dass hier und da einzelne der grössten Zellen, die wahrscheinlich in Fettzellen umgewandelt sind, sich an der Knorpelbildung nicht betheiligen; für den

1) Dass sich auch hier während der Metamorphose einzelne Partien des Knorpels auf diese letztere Weise bilden können, ist ganz möglich, vielleicht wurden die Partieen des kleinzelligen gelben Knorpels, wie ich eine solche auf der Fig. 12, Tafel XXX zeichne, auf diese Weise gebildet; doch in erwachsenen Thieren sehen wir nur die Umbildung der grossen Zellen zu Knorpelzellen.

2) Herr Prof. Schaffer war so freundlich und hat mir seine Präparate, an denen die Bildung der oberen Bogen zu sehen ist, demonstrirt.

ganzen Process hat das jedoch keine Bedeutung. Vorne in dem Körper sieht man, dass das ganze axiale Füllgewebe aus solchen Fettzellen besteht, wobei die der Umbildung fähigen Zellen weniger zahlreich und kleiner sind.

Für die mehr nach vorne gelegenen Partien des Körpers gilt dann vollkommen die Beschreibung, die uns Schaffer („Bemerk." pag. 181) gibt, für das kaudale Bindegewebe ist sie jedoch nicht zutreffend. Die Zellen des betreffenden Gewebes, die ein granulirtes Plasma, feine Membranen, einen schönen Kern und oft auch Fett[1]) enthalten, haben noch so viel Kraft, eine dünne Knorpelkapsel an ihrer Oberfläche auszuscheiden; oft kommt es bei einzelnen Zellen nicht einmal zur vollständigen Ausbildung der Kapsel, und deshalb sehen wir an der betreffenden Stelle sehr viele Uebergangsstadien. Grössere Massen des Knorpels bilden sich, wie ich das in meiner Arbeit bemerkt habe, ohnehin nicht.

6. Die Bildung des Knorpels in höher specialisirten Bindegewebearten („Die Entstehung der oberen Bogenstücke im epi- und parachordalen Fettgewebe"; Schaffer l. c. pag. 650). Nach Schaffer's Befunden bilden sich die oberen Bogen der Petromyzonten im axialen Fettgewebe nur aus kleinen Bildungszellen, die zwischen den Fettzellen gelegen oder aus den naheliegenden Fascien hierher eingewandert sind. Auch die Zellen mancher „Vorknorpel" können sich, wie Schaffer bemerkt, nicht selbst zu Knorpelzellen umbilden, und der Knorpel bildet sich hier ebenfalls aus besonderen Bildungszellen („Bemerk." pag. 187). Die specialisirten Zellen müssen bei diesem Processe den Bildungszellen weichen und wahrscheinlich zu Grunde gehen. Die Umbildung der kleinen Zellen zu Knorpelzellen geht sonst auf ganz dieselbe Weise vor sich, wie wir das in dem festen und dem lockeren Bindegewebe sahen.

7. Aus dem Chordaepithel. Die Möglichkeit der Knorpelbildung aus dem Chordaepithel wurde in der letzten Zeit bei anderen Thieren (Triton, Salamandra) nachgewiesen[2]); bei der

1) Es ist ganz möglich, dass sich das Fett hier später bildet. Dies, wie auch andere Sachen, wird die Untersuchung in Metamorphose stehender Thiere zeigen.

2) Ebner, Ueber die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Sitzungsber. d. Akad. Wien 1896.

Myxine sehen wir eine solche in dem vordersten und dem hintersten Ende der Chorda.

In diesem Falle sehen wir ganz deutlich, dass man keine besonderen Zellen für die Knorpelbildung annehmen muss. Dieselben Zellen haben hier die Chordascheiden ausgeschieden (Ebner[1]), sie helfen bei dem Wachsthum der Chorda durch ihre Theilung das Chordagewebe zu vergrössern, und endlich sind sie fähig, in Knorpelzellen sich umzubilden.

Aus dem hier Angeführten sehen wir, dass sich bei den Cyclostomen in der postembryonalen Zeit die Knorpelzellen in erster Reihe aus kleinen Zellen (Bindegewebezellen), die in ihrem Leben schon früher andere Aufgaben (Bildung von Bindegewebefasern, Grundsubstanz etc.) zu verrichten hatten, so aus den Zellen des dichten und lockeren Bindegewebes und aus denen des Schleimknorpels bilden. Hierher gehört auch die Bildung des Knorpels aus den Chordaepithelzellen und in den specialisirten Bindegeweben. Im letzten Falle giebt es wirklich indifferente, bisher nicht thätige Zellen.

Die Zellen der genannten Gewebe, da sie klein sind, vergrössern sich bei der Umbildung zu Knorpelzellen, und ordnen sich zu einem dichtzelligen Gewebe, worauf dann die knorpelige Substanz zwischen ihnen ausgeschieden wird.

Bei den Cyclostomen sehen wir, dass sich solche aus dicht aneinander angrenzenden Zellen gebildeten Gewebe, die sonst bei der Knorpelbildung ein Uebergangsstadium darstellen, dauernd erhalten, wobei sie sich in vielen Fällen weiter differenziren können. Hierher gehört der von mir so bezeichnete „Vorknorpel" (blasiges Stützgewebe Schaffer's) und das axiale Bindegewebe der Schwanzflosse[2]). Wenn diese Gewebe noch auf einer primi-

— Studnička, Ueber den Bau des Chordagewebes und den sog. Chordaknorpel. Sitzungsber. d. kg. Ges. d. Wiss. Prag 1897.

1) Ebner, Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwickelung des Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62. 1896.

2) Auch der bekannte Sesamknorpel der Achillessehne der Frösche gehört, wie Schaffer bemerkt, daher. Hier bildet sich dieses Gewebe in einer Sehne, bei den Cyclostomen aus einem Schleimknorpel; doch auch im letzteren Falle (Myxine) sieht man Uebergänge desselben zu einer festeren Bindegewebeart einer Fascie.

tiveren Stufe ihrer Organisation verbleiben, so kann sich aus ihren Zellen der Knorpel direct entwickeln (der zweite seltenere Modus der Knorpelbildung!); sonst sehen wir nach Schaffer's Befunden hier und da noch indifferente Zellen darin, die dann allein sich zu vermehren und die Knorpelsubstanz auszuscheiden fähig sind.

Prag, im October 1897.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

Die Befruchtung des Eies von Myzostoma glabrum [1]).

Von

K. Kostanecki.

Hierzu Tafel XVIII u. XIX.

Bekanntlich hat Boveri auf Grund ausgedehnter eigener Untersuchungen und auf Grund von Beobachtungen anderer Autoren den Satz aufgestellt, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich von dem durch das Spermatozoon eingeführten Centrosoma abstammen, während das Eicentrosoma nach Ausstossung des II. Richtungskörpers zu Grunde geht.

Dieser Anschauung ist die überwiegende Mehrzahl der Autoren, welche seitdem den Befruchtungsprocess bei den verschiedensten Thieren beobachtet haben, beigetreten und hat sie durch ganz unzweideutige Beobachtungen bestätigt. Von Zeit zu Zeit tauchen indessen Beobachtungen auf, die dieser Regel ihre allgemeine Gültigkeit zu nehmen bestimmt sind.

So beschrieb 1891 Fol seine bekannte „quadrille des centres", wonach das Sperma- und Eicentrosoma sich in zwei Theile theilen, die Theilhälften verschiedenen Geschlechts sich dann einander nähern und miteinander vereinigen sollten, so dass jedes der beiden Centrosomen der ersten Furchungsspindel zur Hälfte vom Sperma-, zur andern Hälfte vom Eicentrosoma stammen würde.

Bekanntlich erwies sich die Fol'sche Beschreibung als irrthümlich (Boveri, Reinke, Wilson und Mathews, Kostanecki, Hill, vom Rath). Ohne jeden Zweifel gilt dasselbe für die unter dem Eindruck der Fol'schen Publication erschienenen Angaben von Guignard für Lilium Martagon, von

1) Vorgetragen in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse der polnischen Akademie der Wissenschaften in Krakau am 5. Juli 1897.

Conklin für Crepidula plana, Blanc für die Forelle, und auch van der Stricht's Schilderung des Befruchtungsprocesses bei Amphioxus lanceolatus dürfte kaum verhindern, dass die „quadrille des centres" endgiltig zu Grabe getragen werde[1]).

Aber der Feststellung einer für das ganze Thierreich geltenden Einheitlichkeit bezüglich der Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel steht eine andere Beobachtung im Wege, seitdem Wheeler[2]) für Myzostoma glabrum angegeben hat, dass dort eine Spermastrahlung und ein Sperma-Centrosoma vollkommen fehlen soll, und dass die beiden Strahlensysteme der ersten Furchungsspindel sammt den beiden Polkörperchen lediglich vom Ei (durch Theilung des nach Ausstossung des II. Richtungskörpers im Ei zurückbleibenden Centrosoma sammt seiner Strahlung) stammen. Die Wheeler'sche Arbeit musste überall das grösste Aufsehen hervorrufen. Eine Nachuntersuchung seiner Ergebnisse schien mir desto dringender geboten, als die Arbeit van der Stricht's[3]) wiederum ähnliche Vorgänge an dem Ei von

---

1) Sobotta (Die Reifung und Befruchtung des Wirbelthiereies, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1896), der dasselbe Objekt untersucht hat, schreibt darüber: „Ich sehe nur am Spermakern eine Sphäre und leite die später am Furchungskern sich findenden sehr deutlichen Sphären von dieser allein ab (sowohl auf Grund direkter Beobachtungen wie aus der Analogie der Vorgänge bei anderen Thieren). Van der Stricht schreibt jedem der beiden Vorkerne eine Sphäre zu und glaubt (durch eine vollständige direkte Beobachtungsreihe konnte das nicht festgestellt werden), dass beide sich theilen und nach Art der Fol'schen Centrenquadrille d. h. durch nachherige Vereinigung ungleich geschlechtlicher Theilstücke die Sphären des ersten Furchungskerns und der ersten Furchungsspindel liefern. Ich glaube, dass diese Deutung van der Stricht's nichts weniger als glücklich ist; ist doch die Fol'sche Hypothese im verflossenen Jahre so zu Grabe getragen worden, dass sie für immer als beseitigt gelten kann. Die Verhältnisse liegen bei Amphioxus ungünstig, und das Material ist schwierig; aber trotzdem muss gesagt werden, dass alles, was sich mit Sicherheit eruiren lässt, gegen eine Centrenquadrille spricht."

2) The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum, Leuckart, Journal of Morphology X, Nr. 1, January 1895.

3) La maturation et la fécondation de l'oeuf „Thysanozoon Brocchi". Association française pour l'avancement des sciences. Congrès de Carthage, 1896.

Thysanozoon Brocchi feststellt: „Jamais il ne nous a été donné d'observer un spermocentre distinct de l'ovocentre“ . . . . . „Chez le Thysanozoon il ne peut être question d'un quadrille. Il existe ici manifestement un ovocentre unique. A un moment donné de la fécondation, il est attenant d'un côté au pronucleus femelle et d'un autre côté au pronucleus mâle“. Der einzige Unterschied würde hier lediglich darin bestehen, dass aus dem Spermakern ein Kernkörperchen auswandern und sich in die Sphäre des Eikerns begeben soll; dieses Kernkörperchen betrachtet van der Stricht als „un corpuscule ayant la valeur d'un spermocentre“. Van der Stricht glaubt auf Grund hiervon: „il faut admettre que les deux centres mâles et femelles se fusionnent à l'intérieur de cette sphère“. Im Gegensatz zu der Fol'schen Quadrille „Chez le Thysanozoon, il y a d'abord fusion et la division s'opère plus tard.“ Ich will mir über die van der Stricht'sche Arbeit kein Urtheil erlauben, bevor seine ausführliche Publication mit entsprechenden Zeichnungen erschienen ist, doch kann ich nicht verhehlen, dass ich sehr starke Zweifel gegen seine Darstellung nicht unterdrücken kann.

Einstweilen benutzte ich den Aufenthalt an der zoologischen Station in Neapel in den Monaten März und April 1897, um die Befruchtung des Eis von Myzostoma glabrum zu bearbeiten.

Die künstlich befruchteten Eier wurden in verschiedenen Zeitabständen fixirt, und zwar vermittelst Sublimat, Sublimat-Alcohol āā mit Zusatz von Essigsäure oder Salpetersäure, in Salpetersäure sowie in Perennyi'scher Flüssigkeit und in Boveris Pikrin-Essigsäure. Wie es sich späterhin erwies, gab die Perennyi'sche Flüssigkeit die besten Resultate. Sowohl die Erhaltung der Gestalt der Eier als Ganzes, sowie die achromatischen Structuren traten hier in vollendetster Weise hervor. Gleichfalls schöne, wenn auch nicht immer, selbst in derselben Schnittserie, gleichmässig gute Bilder gab die Fixirung in 3% Salpetersäure. Die Eier wurden sodann in Alcohol von steigender Concentration, in Alcohol-Chloroform, Chloroform, Chloroform-Paraffin übergeführt und schliesslich vorsichtig (!) in Paraffin eingebettet, in 5μ dicke Schnitte zerlegt, sodann vorwiegend nach M. Heidenhain mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt, zum grössten Theil mit vorhergehender Bordeaux-Vorfärbung.

Wie aus der Wheeler'schen Arbeit bekannt ist, verläuft

beim Ei von Myzostoma glabrum der eigentliche Befruchtungsprocess gleichzeitig mit den Reifungsvorgängen, indem die Ausstossung der Richtungskörper erst nach Eindringen des Samenfadens beginnt.

Meine Beobachtungen bezüglich der Reifungserscheinungen stimmen in allen wesentlichen Punkten mit Wheeler's Schilderung überein. Der ganze Verlauf der beiden Richtungsmitosen spielt sich hier mit einer so unendlichen Klarheit der achromatischen Figuren ab, dass man sich kein ideelleres Schema dieser mitotischen Figuren denken kann (Fig. 1—12). Ich habe diese Bilder mit desto grösserer Befriedigung betrachtet, als sie — abgesehen von der Grösse der Eier und einigen nebensächlichen Eigenthümlichkeiten in dem Verhalten der deutoplasmatischen Massen — sich in jeder Beziehung an die Verhältnisse bei Physa fontinalis anlehnen und in einigen Punkten noch eine Ergänzung meiner diesbezüglichen Beobachtungen liefern. Diese Ergänzungen beziehen sich vor allem auf die ersten Anfänge der Mitose.

Der eingedrungene Samenfaden gibt dem Ei Anstoss zum sofortigen Beginn der Richtungsmitose. An einer Seite des colossalen kugelrunden Keimbläschens erscheinen zwei dicht beieinander liegende kleine Centrosomen mit zarter, auf die beiden Centra gerichteter Strahlung. Das früheste Stadium, das ich beobachtet habe, ist jünger als das in Wheeler's Fig. 1 dargestellte. Die beiden Centrosomen liegen noch sehr nahe beieinander und auch — darauf möchte ich besonderen Nachdruck legen — sehr nahe an der Kernmembran. Sobald die beiden Centrosomen sich nur einigermaassen voneinander entfernen, erscheint in ihrem ganzen Umkreis eine wunderschöne Strahlung; die Fibrillen sind von einer ausserordentlichen Feinheit und Zartheit und geben ein Gesammtbild, dessen Schönheit die Zeichnungen kaum wiederzugeben im Stande sind. Ein Theil derselben, die Polstrahlen, breiten sich in der feinkörnigen, das colossale Keimbläschen wie mit einer Hülle umgebenden Plasmamasse aus und sind, wenn die Prophasen weiter vorgeschritten sind, bis in die feinkörnige Masse zwischen den die peripheren Zelltheile einnehmenden Vacuolen (hyalinen Kugeln) zu verfolgen. Ein grosser Theil ist gegen den Kern gerichtet und veranlasst an dieser Stelle einen Schwund der Kernmembran, so dass die einzelnen Strahlen sich in dem Kerninnern ausbreiten (Fig. 1—3). Zwischen den beiden Centrosomen ist eine äusserst deutliche, an Umfang immer zunehmende Cen-

tralspindel zu sehen. Die Fig. 2, 4, 5 geben ein sehr schönes Bild davon, das dadurch gewonnen ist, dass der Schnitt tangential gefallen ist und zwar in der Weise, dass die ganze sich entwickelnde achromatische Figur getroffen ist. Bemerkenswerth ist, dass die Centrosomen auch bei ihrer weiteren Entfernung voneinander eine solche Lage im Verhältniss zum Mittelpunkt des Keimbläschens beibehalten, dass, wenn man sich die hier in Folge der Entwicklung der Strahlen geschwundene Kernmembran vervollständigt denkt, die Centrosomen in die Kreislinie der Kernmembran selbst oder doch sehr nahe derselben fallen würden.

Wenn die Kernmembran völlig geschwunden ist, und die Centrosomen die definitive Lage eingenommen haben, nimmt die erste Richtungsspindel das Centrum der Eikugel ein. Sie liegt mit ihrer schön ausgeprägten, wenn auch äusserst zarten Strahlung in einer feinkörnigen Plasmenmasse, während der periphere Theil der Zelle von den grossen hyalinen Kugeln erfüllt ist. An der Polstrahlung bemerkt man eine äusserst ausgeprägte, typische Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme. Die körnige Masse, welche den centralen Theil einnimmt, hat dadurch zugenommen, dass mit der das Keimbläschen umgebenden körnigen Plasmaschicht sich die ganze, das kolossale Keimbläschen erfüllende und ihre Chromosomen umgebende Substanz vermengt hat. Mit dieser Substanz ist auch, wie bereits W h e e l e r genauer beschrieben hat, das colossale Kernkörperchen in die feinkörnige Plasmamasse hineingerathen.

Aus der ventralen Lage rückt nun die erste Richtungsspindel gegen die Eioberfläche hinauf. Von diesem Augenblick an stimmen die genaueren Vorgänge der beiden Richtungsmitosen bis zu ihrem definitiven Abschluss in allen Einzelheiten so sehr mit den von mir an der Physe beobachteten Thatsachen überein, dass ich wörtlich die daselbst gegebene Beschreibung hier wiederholen könnte (vergl. Fig. 6—12). Diese Analogie betrifft auch die subtilsten Vorgänge, also das allmähliche Emporrücken der Richtungsspindel gegen die Oberfläche, die allmähliche Aufhebung der Durchkreuzung der Polstrahlung, so dass schliesslich der Richtungspol vollkommen der Strahlen zu entbehren scheint. Während der Abschnürung bildet sich ein deutlicher Zwischenkörper aus dem differenzirten äquatorialen Theil der Centralspindelfasern. Die zweite Richtungsspindel, welche sich Anfangs ganz wie bei der Physe oberfläch-

lich zu bilden beginnt (Fig. 9), senkt sich sodann in die Tiefe (Fig. 10), um dann von neuem gegen die Oberfläche emporgehoben zu werden (Fig. 11). Auch hier entsteht sodann ein deutlicher Zwischenkörper, der sich noch einige Zeit nach Abschnürung des II. Richtungskörpers erhält.

Sowohl bei der ersten als auch bei der zweiten Richtungsspindel findet man sehr oft die Centrosomen doppelt, und zwar sowohl an dem Richtungspol als auch an dem in der Eizelle verbleibenden Pol. Besonders hervorheben möchte ich dies für den nach Abschnürung des II. Richtungskörpers in der Eizelle verbleibenden inneren Pol, und ich möchte betonen, dass ich die gleiche Thatsache für Physa beschrieben habe, woselbst ich hierüber bemerkt habe: „Da das Ei selbständig keine weitere Theilung durchmacht, so hat diese Zweitheilung des Centrosoma keine practische Verwendung, da ja, wie wir weiter sehen werden, die Polkörper der zukünftigen karyokinetischen Figur nach der Befruchtung, also der ersten Furchungsspindel, lediglich vom Samenfaden herrühren. Das bei der Ausstossung der beiden Richtungskörper in rascher Thätigkeit begriffene Ei weist hier also ein Uebermaass an Leistung auf, es schickte sich zu einer neuen Theilung an, die aber sofort unterdrückt wurde.“ Wie wir unten sehen werden, spielt dieser Umstand in der Wheeler'schen Deutung des Befruchtungsprozesses bei Myzostoma glabrum eine wichtige Rolle.

Ein wesentlicher Unterschied der Physa gegenüber besteht nur in dem Verhalten der deutoplasmatischen Massen. Die grossen hyalinen Kugeln (Vacuolen) sind hier von Anfang an vorhanden und sind gegen die Peripherie verschoben, das Innere der Eizelle wird von einer feinkörnigen Plasmamasse eingenommen. Zwischen den grossen hyalinen Kugeln und der Grenzschicht des Protoplasma befindet sich noch eine Schicht körniger Plasmamasse, in der grössere Körner gelegen sind, die sich Farbstoffen gegenüber anders verhalten, indem sie dieselben gewöhnlich viel stärker festhalten (vergl. Näheres unten).

Ich möchte noch darauf aufmerksam machen, dass sehr häufig eine Zweitheilung des ersten Richtungskörpers eintritt, so dass im ganzen 3 Richtungskörper dem Ei anliegen und gewöhnlich eine Einbuchtung an seinem animalen Pol veranlassen, da sie durch die sehr eng anliegende, zarte, aber offenbar feste Ei-

membran gegen das Ei gedrückt werden. In Schnitten sind gewöhnlich nur 2 von den Richtungskörpern zu sehen, erst an Serienschnitten überzeugt man sich von ihrer 3-Zahl.

Ich gebe hier in Fig. 1—12 einige Bilder von den Richtungsmitosen bei Myzostoma, obgleich ich mich auf die in der Physa-Arbeit enthaltenen Figuren berufen könnte und nur hervorzuheben brauchte, dass meine Figuren eine Bestätigung der Bilder Wheeler's geben. Ich thue dies hauptsächlich deshalb, um ein Bild von dem Erhaltungszustande meiner Präparate zu geben, um dann späterhin, wo ich den Ansichten Wheeler's werde entgegentreten müssen, ein grösseres Vertrauen für meine Beobachtungen in Anspruch nehmen zu können.

Die Befruchtung.

Der Samenfaden dringt, wie aus Wheeler's Arbeit bekannt, und wie ich bestätigen kann, in toto, also mit seiner ganzen langen Geissel in die Eizelle ein. Dies ist, was die Befruchtung betrifft, die einzige Aehnlichkeit mit der Physe. Im weiteren Verlauf verhält sich der Samenfaden ganz anders als bei der Physe. Der lange schlanke Spermakopf verkürzt sich und rundet sich, wenn auch sehr langsam, ab, so dass erst während der zweiten Richtungsmitose ein runder compacter Spermakern zu sehen ist. Die Geissel, welche sich anfangs sehr intensiv färbt, verschwindet allmählich. Die Lage des Spermakerns ist im Verhältniss zur Richtungsspindel eine verschiedene, wenn er auch stets dem vegativen Pol mehr genähert ist. Wenn nach Abschnürung des II. Richtungskörpers der Eikern sich bläschenförmig umzugestalten beginnt, fängt die gleiche Umwandlung auch am Spermakern an, und zwar verläuft der Umwandlungsprozess an beiden Kernen gleichzeitig, so dass sie als gleichmässig grosse und gleich structurirte Blasen erscheinen, durch ihre Lage im Verhältniss zu den Richtungskörpern aber stets deutlich zu unterscheiden sind (Fig. 13—17). Während dessen senkt sich der Eikern etwas in die Tiefe, während der Spermakern einen längeren Weg zurücklegt und gegen ihn emporrückt, so dass die beiden Geschlechtskerne, wenn sie einander sich genähert haben, immer dem animalen Pol näher gelegen sind (Fig. 17). Die beiden Geschlechtskerne liegen schliesslich einander nahe an, öfters habe ich eine Verschmelzung derselben beobachtet, jedoch derart, dass

sie nur mit ihren Berührungsflächen verwachsen waren und eine 8-Form zeigten (Fig. 19), niemals aber eine einzige grosse gemeinsame kugelige Kernblase bildeten. Wenn sich die Kernbläschen einander auf einen geringen Abstand genähert haben, erscheint zwischen ihnen eine, gewöhnlich doppelte Strahlenfigur (Fig. 17), ein deutlicher Strahlenkranz, dessen unendlich zarte Fibrillen sich in der dichten körnigen Masse verlieren, im Mittelpunkt der Strahlenfigur sieht man deutliche Centrosomen. Die beiden Strahlenkugeln rücken auseinander, nehmen ihre Stellung zu beiden Seiten und in gleicher Entfernung von den beiden Kernblasen in der Copulationsebene ein (Fig. 19), worauf dann die Mitose der ersten embryonalen Zelle in typischer Form sich weiter vollzieht. Die Kernmembran der beiden Geschlechtskerne schwindet (Fig. 20), und es bildet sich sodann eine einheitliche Furchungsspindel mit deutlichen Centrosomen an den beiden Polen (Fig. 21).

Die Herkunft dieser zwischen den beiden Geschlechtskernen auftretenden Strahlung sammt ihren Centrosomen war der Hauptgegenstand der Untersuchung. Wheeler leitet sie von dem Centrosoma und „Archoplasma", welches nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers am inneren Pol in der Eizelle verblieben ist, ab. Er stützt diese Auffassung auf folgende Thatsachen: „I have never been able to find any traces of such archoplasm or any centrosome in connection with de male pronucleus." Sodann sagt er: „In many eggs of this stage I have looked in vain for any traces of archoplasm or centrosome, but whenever these structures could be brought out by means of the iron-alum haematoxylin, they were always close to the female pronucleus and at some distance from the male." Er schliesst dann: „The above observations on Myzostoma are of a nature to restrict the generalizations which the papers of Fol, Guignard, and Conklin have called forth. In Myzostoma there is every reason to believe that the female pronucleus alone is provided with centrosomes, and that only these enter into the formation of the first cleavage spindle. On the other hand, Mr. Mead's studies on the egg of Chaetopterus show that it is the male pronucleus alone which furnishes the centrosomes. I regard Mr. Mead's observations as more satisfactory than my own, for the reason that in the Annelid both the centrosomes and their enor-

mous radiations persist and may be followed continuously throughout the whole period of fecundation and even throughout cleavage, whereas in Myzostoma there is a stage preceding the meeting of the pronuclei, when it is extremely difficult or even impossible to make out the structures in question."

Auf die letzte Bemerkung möchte ich mit besonderem Nachdruck hinweisen; die Analyse der complicirten Bilder, welche uns bei Myzostoma glabrum entgegentreten, ist in der That eine ungemein schwierige. Von den Figuren, welche Wheeler in seiner Arbeit bringt, kommen zur Entscheidung der Frage lediglich die Fig. 5, 6, 7 und 8 in Betracht. Die Figuren machen in ihrer Aufeinanderfolge auf den ersten Blick einen durchaus überzeugenden Eindruck und scheinen unzweideutig dafür zu sprechen, dass die Centrosomen und das „Archoplasma" mit dem Eikern gegen den Spermakern hinwandern. Die Fig. 8, die einzige, wo man wegen der deutlichen Strahlung sicher sein kann, unzweideutige Centrosomen vor Augen zu haben, spricht aber bei genauerer Betrachtung meiner Ansicht nach gegen Wheeler's Deutung. Wenn aus der Lage der beiden Strahlenfiguren und ihrer Centrosomen auf ihre Zugehörigkeit zu einem der beiden Geschlechtskerne geschlossen werden darf, so weisen sie viel engere Beziehungen zu dem Spermakern, als zu dem Eikern auf; die eine Strahlensonne dringt bereits gegen das Innere des Spermakerns vor, während die zweite die Mitte zwischen dem Spermakern und dem Eikern einnimmt. Bei der Fig. 7 drängt sich ebenfalls das Bedenken auf, dass der protoplasmatische Hof mit den darin gezeichneten Centrosomen, falls es sich wirklich um Centrosomen handelt, ebensowohl mit dem Eikern, wie mit dem Spermakern an seinen Bestimmungsort hingelangt sein kann.

Was aber die Fig. 5 und 6 betrifft, so wird ihre Beweiskraft sofort bedeutend sinken, wenn man bedenkt, dass der ganze mittlere Theil des Zellleibes nach Innen von den Vacuolen, welchen Wheeler um das „Archoplasma" und die Centrosomen frei lässt, von der gleichen dichten, feinkörnigen Masse erfüllt ist. Es werden sofort Zweifel wach, ob die beiden kleinen Körnchen ohne jede Spur von Strahlung wirklich als Centrosomen gedeutet werden dürfen; und ich kenne kein Criterium, auf Grund dessen man entscheiden könnte, dass die körnige Masse im Umkreis der beiden kleinen, von Wheeler als Centrosomen beschrie-

benen Körnchen, das „Archoplasma“ vorstellt, die in dem weiteren peripheren Theil gelegene körnige Masse dagegen einfache Deutoplasmamasse ist.

Ich habe die Umgebung des Eikerns nach Ausstossung des II. Richtungskörpers mit der grössten Aufmerksamkeit studirt und bin zu dem Resultat gekommen, dass die Verhältnisse sich wiederum in allem an die Vorgänge bei Physa fontinalis anschliessen. Die Strahlung, welche anfänglich um das in der Eizelle verbleibende Centrosoma in mächtiger Entwicklung zu sehen ist, bildet sich allmählich zurück, die Strahlen sind auf immer kürzere Strecken zu verfolgen, werden zarter und weniger färbbar; diese Rückbildung geschieht aber ganz langsam und allmählich, an Kernen, die bereits Bläschenform angenommen haben, sind noch eine Zeit lang Spuren der anfänglichen Strahlung zu sehen, was indessen mehr durch die Beibehaltung der radiären Anordnung der Dotterkörnchen, als durch Fortbestehen der eigentlichen Strahlen zum Ausdruck kommt. Während des Uebergangs zur Bläschenform ist der Eikern nicht sofort von kugeliger Gestalt, der er sich gewöhnlich gegen Ende nähert, sondern seine Contouren sind etwas eingebuchtet; ganz ähnlich wie bei der Physe, sieht man die Strahlung gewöhnlich gegen eine Kernbucht gerichtet, so dass die Vermuthung nahe liegt, dass hier das Centrosoma hineingerathen ist (vgl. auch Physa-Arbeit). Ich habe öfters die Ueberreste der Strahlung nicht an der dem Eicentrum zugekehrten Seite des Eikerns gefunden, sondern etwas seitwärts gelegen, wiederum ganz wie bei der Physe. Während nun weiterhin die Kernblase zu bedeutenderer Grösse anwächst, schwindet die Strahlung vollständig spurlos, ein Centrosoma sehe ich nicht mehr, so dass schliesslich ein Zustand resultirt, wo der Eikern nur von der körnigen Plasmamasse umgeben ist (Fig. 13—16). Dass man bisweilen versucht sein kann, ein oder zwei kleine Körnchen für Centrosomen zu halten, ist leicht verständlich, doch würde ich es nicht wagen, ein Körnchen ohne Strahlung dafür zu erklären. Wenn die beiden Geschlechtskerne zu grösseren Blasen angewachsen sind und von einander noch bedeutender entfernt sind, sieht man gewöhnlich die beiden Geschlechtskerne nur durch eine gleichmässig körnige Plasmamasse von einander geschieden (Fig. 13).

Wenn nun nach Annäherung der beiden Geschlechtskerne

plötzlich zwischen ihnen eine Strahlenfigur mit Centrosomen erscheint, so kann dieselbe von doppelter Herkunft sein: Entweder ist sie die zeitweise unterdrückte Strahlung des Eikerns, die von Neuem in Action tritt, oder aber sie kann von dem Samenfaden eingeführt sein, nur dass sie bis dahin latent war. Wheeler entscheidet sich für die erste Möglichkeit, wenn er auch den hypothetischen Charakter seiner Ansicht betont, und spricht sich gegen die zweite Möglichkeit aus. Er begründet letzteres damit: „I have never been able to find any traces of such archoplasm or any centrosome in connection with the male pronucleus."

Die Wheeler'sche Beobachtung und ihre Deutung bringt keine für die Befruchtungslehre ganz neue Thatsache und auch keine neue Hypothese, es taucht hier vielmehr eine längst widerlegte Annahme auf. Es liegt bei Myzostoma der Fall vor, dass während der Annäherung der Geschlechtskerne eine deutliche Strahlung, die den Ursprung der Strahlung der Furchungsspindel bildete, fehlt, und dass sie sich erst nach Annäherung der Geschlechtskerne entwickelt. Dieser Fall steht nicht vereinzelt da: Verhältnisse, welche auf die Beurtheilung des Befruchtungsprocesses bei Myzostoma einiges Licht werfen können, beschreibt Sobotta bei der Maus: Sobotta sagt, er habe den aufgequollenen Samenfadenkopf „nicht selten beobachtet und einigemale auch an seinem hinteren Ende ein kleines Centrosoma mit einer zarten Strahlung. Der Samenfaden scheint auch hier eine Drehung zu machen und liegt schon sehr bald nach seinem Eindringen schräg zur Eioberfläche. Dann geht er in einen kleinen runden Kern, den männlichen Vorkern über, den auch van Beneden beim Kaninchen in diesem Stadium schon sah. Ein Centrosoma oder eine Strahlung habe ich dann an ihm nicht mehr wahrgenommen." An einer anderen Stelle sagt er: „Das Centrosoma des Spermatozoenkopfes ist jetzt nicht mehr zu entdecken, anscheinend ist dasselbe in die Bildung des Spermakerns spurlos aufgegangen und entzieht sich so der Beobachtung." Dann bemerkt er: „Strahlungen oder Sphären sind an den ruhenden Kernen bisher noch von Niemand constatirt worden." Erst fürs Knäuelstadium beschreibt er: „In einigen Fällen wurde jetzt schon zwischen beiden Kernen ein, wenn auch undeutliches, Centrosoma bemerkt."

Dieses Centrosoma leitet natürlich Sobotta von dem Spermatozoon ab.

Bis zu einem gewissen Grade ähnliche Verhältnisse liegen bei dem mir aus eigener Anschauung gut bekannten Objekt, Ascaris megalocephala vor, wo dem Spermakern nur ein protoplasmatischer körniger Hof, aber keine Strahlung vorangeht — der protoplasmatische Hof ist deswegen nur bei Ascaris so deutlich wahrzunehmen, weil der ganze übrige Theil des Zellleibes von den grossen hellen Vacuolen (hyalinen Kugeln) erfüllt ist. Van Beneden und Herla haben gerade für Ascaris die Ansicht ausgesprochen, dass die Centrosomen der ersten Furchungsspindel dem Ei entstammen — erst neuere Färbungsmittel haben gezeigt, dass mitten in dem, dem Spermatozoon vorangehenden protoplasmatischen Hof ein Centrosoma nachzuweisen ist. Bei Myzostoma liegt die Sache noch schwieriger. Ein besonderer protoplasmamatischer Hof lässt sich deswegen nicht nachweisen, weil der Hauptteil des Zellleibes von einer gleichmässigen körnigen Masse eingenommen wird. Dass es hier aber schwer ist, das Spermacentrosoma nachzuweisen, hat seinen Grund darin, dass der Samenfaden in die körnige Masse zu liegen kommt, und dass das Centrosoma von den Körnchen verdeckt wird.

Dies wird um so einleuchtender, wenn man die Gestalt und die Lage des Samenfadens im Ei bedenkt. Der Samenfaden dringt bei Myzostoma ins Ei in toto ein, also sein langer aus einzelnen Spermatomeriten[1]) zusammengesetzter Kopf und seine lange Geissel. Die Theile liegen nicht in einer Ebene, sondern geschlängelt, in Farbstoffen nimmt die Geissel eine intensive Farbe an, nach der

1) Der Samenfadenkopf von Myzostoma weist eine deutliche Zusammensetzung aus einer Reihe von chromatischen Elementen auf, die durch hellere Substanzstreifen verbunden sind. Einen Zerfall des Spermakerns in einzelne Meriten sahen verschiedene Autoren (Boehm, Rückert, Kupffer, Agassiz und Whitmann) nach Eintritt in die Eizelle. Bei Myzostoma wird, ganz im Gegensatz hierzu, die Meritenstructur undeutlich, nachdem das Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist. Ein Centrosoma lässt sich an dem feinen Samenfaden von Myzostoma nicht nachweisen. Ich vermuthe, dass dies darin seinen Grund hat, dass dasselbe dem Chromatin unmittelbar anliegen dürfte, vielleicht von demselben sogar völlig umgeben wird, wie dies thatsächlich einige Autoren für die Samenfäden einiger Thiere durch direkte Beobachtung während der Spermatogenese festgestellt haben (vergl. Godlewski: Weitere Untersuchungen über die Umwandlungsweise der Spermatiden in Spermatozoen bei Helix pomatia. Anzeiger der polnischen Akademie der Wissenschaften in Krakau, November 1897.

Heidenhain'schen Methode färbt sie sich anfangs ebenso intensiv, wie der Spermakopf selbst. Aus diesen Gründen stellt sich von vornherein für den, der dies Objekt aus eigner Anschauung kennt, das Suchen nach dem Spermacentrosoma als aussichtslos dar.

Sodann ist es eine Eigenthümlichkeit von Myzostoma, dass die Centrosomen ausserordentlich nahe der Kernmembran anliegen. Ich habe dies oben für die Prophasen der Richtungsmitose besonders betont. Es scheint mir, dass das gleiche für den Spermakern und sein Centrosoma gilt. Am Keimbläschen war das Centrosoma oder vielmehr die Centrosomen erst von dem Augenblicke an zu sehen, wo die Strahlung in der Umgebung sich auszuprägen begann, es wird daher Niemanden Wunder nehmen, dass man am Spermakern, falls das Centrosoma ihm dicht anliegt, oder vielleicht in ihm selbst gelegen ist, vergebens darnach suchen wird.

Wäre es aber auch ganz unmöglich, am Spermakern eine Spur von Centrosoma nachzuweisen, so käme für die Entscheidung der Frage nach der Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel zunächst die Analogie mit dem Befruchtungsvorgang bei anderen Thierspecies als maassgebendes Moment in Betracht; die Thatsache, dass für alle anderen Thierspecies festgestellt werden konnte, dass die Centrosomen der ersten Furchungsspindel vom Spermacentrosoma abstammen, spricht von vorne herein für denselben Ursprung auch bei Myzostoma. Für die Annahme einer anderen Abstammung müssten ganz andere Beweise beigebracht werden, als diejenigen, welche uns die Bilder des Befruchtungsvorganges bei Myzostoma zu liefern im Stande sind.

Ein Umstand, der scheinbar für die Herkunft der Centrosomen der ersten Furchungsspindel von dem Eicentrosoma sprechen könnte, und den Wheeler in diesem Sinne deutet, nämlich die Verdoppelung der Centrosomen an dem inneren, im Ei verbliebenen Pol nach Ausstossung des II. Richtungskörpers, würde mir grössere Bedenken eingeflösst haben, wenn ich nicht zufälliger Weise doppelte Centrosomen an diesem Pol, wie oben erwähnt, gerade bei Physa fontinalis gefunden hätte, woselbst doch über ihr Schicksal, über ihren Untergang, kein Zweifel bestehen kann, da ja dort mit der grössten Bestimmtheit sich nachweisen lässt, dass die Centrosomen der ersten Furchungsspindel vom Spermacentrosoma abstammen.

Ich habe aber überdies vereinzelte Bilder bei Myzostoma gesehen, die direkt für die Herkunft der Centrosomen vom Spermatozoon sprachen: Wenn die beiden Geschlechtskerne die Gestalt von grösseren Bläschen angenommen haben, konnte ich an der der Eimitte zugekehrten Seite des Spermakerns bisweilen die Andeutung einer Strahlung sehen, die jedoch mehr durch eine radiäre Anordnung der kleinen Dotterkörnchen zum Ausdruck kam. Die radiär angeordneten Körnchen umgaben ein helleres Feld, in dessen Mitte ein oder zwei kleine Punkte zu sehen waren. Meist lagen diese dunkleren Punkte der Kernmembran unmittelbar an, einige Male sah ich jedoch eine ähnliche Figur in einem, wenn auch ganz geringen Abstande von der Kernmembran (Fig. 14, 15). Das hellere Feld um das einfache oder doppelte Körnchen war meist homogen, bisweilen (Fig. 16) war in ihm eine, allerdings unendlich zarte Andeutung von Strahlung zu sehen. Ich glaube in allen diesen Fällen (Fig. 14, 15, 16) das Spermacentrosoma oder die Spermacentrosomen vor Augen gehabt zu haben, wenn auch in Anbetracht des Umstandes, dass das Hauptcriterium für die Existenz von Centrosomen, nämlich eine deutliche Strahlung, hier fehlte, eventuelle Zweifel nicht mit absoluter Sicherheit zurückgewiesen werden können. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle war allerdings keine Spur hiervon zu sehen. Die Präparate lieferten die Bilder, die uns Fig. 13 wiedergiebt; eine gleichmässig körnige Masse füllte den Raum zwischen den beiden Geschlechtskernen aus. Diese Thatsache glaube ich theils auf den Umstand zurückführen zu müssen, dass die dichte körnige Masse in der Mehrzahl der Fälle, namentlich bei weniger günstiger Schnittführung, es erschwert oder sogar unmöglich macht, die subtilen Structuren zu entdecken, zum Theil aber noch auf einen andern Umstand, nämlich auf individuelle Schwankungen. Es ist nämlich aus zahlreichen Beobachtungen (am prägnantesten wohl bei Physa fontinalis) bekannt, dass individuelle Unterschiede an der Spermastrahlung in sehr weiten Grenzen vorkommen können. Wir sehen dort die Spermastrahlung einmal ziemlich nahe an dem Spermakern, ein andermal in ganz bedeutender Entfernung von demselben, einmal mit einfachem Centrosoma im Mittelpunkte, ein andermal dicentrisch, mit zwei weit voneinander entfernten durch eine deutliche Centralspindel verbundenen Centrosomen. Vielleicht

treten bei Myzostoma ähnliche Schwankungen auf, indem einmal das Centrosoma, getheilt oder ungetheilt, sich auf einen kleinen Abstand vom Spermakern entfernen kann und dann leichter zu entdecken ist, ein andermal aber der Kernmembran dicht anliegt und sich der Beobachtung, wie ja stets in solchen Fällen, entzieht und erst nach Annäherung der beiden Geschlechtskerne seine Lage zwischen denselben einnimmt.

Als Endresultat meiner Untersuchung glaube ich feststellen zu können, dass der Boveri'sche Satz, dass die Centrosomen der ersten Furchungsspindel vom Spermacentrosoma herstammen, auch für Myzostoma glabrum gilt, und ich glaube auch, dass über seine allgemeine Giltigkeit für das ganze Thierreich kein Zweifel mehr bestehen dürfte, nachdem die Versuche, Ausnahmen hiervon zu statuiren, gescheitert sind.

Einige Bemerkungen mögen hier noch dem weiteren Fortgang der Karyokinese in dem befruchtetem Ei gewidmet sein:

Nachdem die Centrosomen sammt den Strahlensystemen die beiden entgegengesetzten Spindelpole eingenommen haben, erfolgt die Auflösung der beiden Geschlechtskerne in Chromosomen (Fig. 20), und es bildet sich eine typische schlanke Furchungsspindel. An den Polen der Furchungsspindel sowohl, als auch in den vorhergehenden und unmittelbar nachfolgenden Stadien (Diasterstadium u. s. w.) sehe ich gewöhnlich je ein Centrosoma, nur in ganz vereinzelten Fällen sind sie doppelt. Wheeler zeichnet sie schon sehr früh stets verdoppelt, was ich nicht als Regel betrachten kann. Auch muss ich betonen, dass ich sowohl während der Richtungsmitosen als auch an der Furchungsspindel stets mit der grössten Bestimmtheit die Protoplasmafibrillen bis ans Centrosoma verfolgen und niemals einen hellen Raum zwischen den Centralkörpern und den Strahlen feststellen konnte.

Während der Zweitheilung der Eizelle wird die im Diasterstadium sehr deutlich sichtbare Centralspindel (Fig. 22, 23) im Aequator eingeschnürt und es kommt zur Bildung eines typischen, ausserordentlich deutlichen Zwischenkörpers. Fig. 24 u. 25 stellen Bilder von zwei Präparaten dar, die nach der Heidenhain'schen Methode gefärbt wurden. Man sieht zwischen den beiden ersten Furchungszellen einen intensiv schwarz gefärbten Zwischen-

körper in Gestalt eines der Trennungsfurche entlang laufenden Striches, von dem nach dem Innern der beiden Tochterzellen hin je ein compactes, an dem Präparat roth gefärbtes Bündel von unendlich zarten, aber ungemein deutlichen Fibrillen ausstrahlt, die in der die Kerne umgebenden Plasmamasse sich verlieren.

Das Verhalten der Dentoplasmamassen im Ei von Myzostoma während des Verlaufs der Mitose in der ersten Embryonalzelle ist ein ungemein charakterisches: Driesch [1]) hat an Myzostoma-Eiern, die er in toto untersucht hat, festgestellt, dass, wenn das zunächst eckige Ei sich abgerundet und eine ovale Gestalt angenommen hat, an einem Pole eine dichte, schwärzlich grüne Masse zu sehen ist, welche, scharf abgegrenzt, in die schwach röthlichbraune übrige Eisubstanz vorspringt: „Während der jetzt erfolgenden Reifung geschieht nun die Ausprägung einer seltsamen Bauordnung des Plasmas. Die Richtungskörper entstehen stets an dem der schwärzlichen Plasmamasse, die bei auffallendem Lichte milchweiss erscheint, gegenüber liegenden Pol, und nach diesem zu zieht sich ferner die röthliche Substanz, welche vorher diffus in der Eimasse vertheilt war, zusammen, wie es scheint, vorwiegend oberflächlich gelagert und eine Kalotte, die etwas mehr als $^1/_3$ des Ganzen einnimmt, bildend; die schwarzgrüne (resp. milchige) Masse ist an ihrem Pol verblieben, hat sich aber an ihm etwas ausgebreitet, zwischen der röthlichen und der schwärzlichen Masse lagert endlich ein heller Ring, so dass also drei Zonen mit grösster Deutlichkeit am reifen Ei ausgeprägt erscheinen."

Dann erfolgt eine Theilung der Zelle unter Herauswölbung des vegetativen Eitheiles, so dass in toto untersucht, scheinbar ein 3-Zellen-Stadium resultirt, „in welchem aber nur die beiden röthlichen Elemente kernhaltige Zellen sind. So weit ich es ermitteln konnte, wird der „Dottersack" des Myzostomeneies in der That völlig vom kernführenden Eitheil abgeschnürt, doch mag die Verwendung der Schnittmethode immerhin die Existenz eines beschränkten bleibenden Zusammenhanges ergeben. Die beiden echten Zellen des „dreizelligen Stadiums sind von etwas ver-

---

1) Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. IV. Bd., 1 Hft. 1896.

schiedener Grösse und der „Dottersack“ verschmilzt nun mit der grösseren derselben . . . .“

Die von Driesch beschriebenen Bilder sind der äussere Ausdruck dreier schichtweise von innen nach aussen zu und auch in der Längsachse des Eies verschieden angeordneten Substanzen, über deren Verhältniss die Schnitte genaueren Aufschluss geben.

Anfangs nimmt die Mitte der Eizelle das colossale Keimbläschen ein, das von einer dünnen körnigen Plasmaschicht umgeben ist, welche nach dem vegetativen Pol in grösserer Menge angesammelt ist. Um diese feinkörnige Masse bilden helle hyaline Kugeln (Vacuolen) eine Hülle, die nach dem vegetativen Pol zu etwas schmäler wird; zwischen der äusseren Grenzschicht des Protoplasma und diesen Vacuolen ist schliesslich noch eine körnige Masse angebracht, die wiederum nach dem animalen (Richtungskörper-) Pol in dickerer, nach dem vegetativen Pol in immer dünnerer Schicht liegt. Diese körnige Masse unterscheidet sich von der den inneren Zelltheil einnehmenden körnigen Masse dadurch, dass in ihr in grösserer Menge stärkere Körner eingelagert sind, die röthlich gefärbt sind und deswegen diese Schicht an frischen Eiern röthlich erscheinen lassen. An fixirten und gefärbten Präparaten sind die Körner durch ihr differentes Verhalten Farbstoffen gegenüber kenntlich, indem sie meist dunkler gefärbt erscheinen, bisweilen in Bordeaux-Eisen-Hämatoxylin eine intensiv schwarze Farbe annehmen, was dem äusseren Zelltheil ein ganz eigenthümliches Gepräge verleiht. Nach Auflösung der Kernmembran des Keimbläschens nimmt die im Innern gelegene feinkörnige Plasmamasse sehr bedeutend dadurch zu, dass der ganze das Innere des Keimbläschens erfüllende körnige Inhalt sich mit ihr vermengt.

Allmählich (vergleiche die Uebergänge in Fig. 11 bis 25) wird nun diese dichte feinkörnige Masse vorwiegend nach dem vegetativen Pol zu verdrängt, die Vacuolen nehmen die seitlichen Zelltheile ein, die die grösseren Körner enthaltende Plasmamasse bildet um dieselben und um den animalen Pol einen Mantel. Alle diese Einzelheiten sind am besten aus den Figuren herauszulesen.

Den von Driesch beschriebenen Theilungsprocess in drei Theile illustriren die Fig. 23, 24 u. 35. Der „Dottersack“ bleibt mit einer Zelle (der grösseren) verbunden, jedoch ist die Verbindungsbrücke anfangs ganz eng, so dass man an Bildern in toto

scheinbar seine Theilung in 3 Zellen vor sich zu haben glaubt, späterhin gleicht sich die den „Dottersack" von der grösseren Zelle trennenden Furche aus, und es tritt das Stadium ein, wo neben einer kleinen Zelle eine sehr grosse Zelle mit einer an dem vegetativen Pol angesammelten feinkörnigen Plasmamasse zu sehen ist. Die beiden Tochterzellen sind gegeneinander abgeplattet, da die dünne, aber offenbar sehr straffe Eimembran ihre völlige Abrundung verhindert.

Ich habe oben bereits in Einklang mit Wheeler darauf hingewiesen, dass das colossale Kernkörperchen des Keimbläschens nach Auflösung der Kernmembran in die die Chromosomen umgebende Plasmamasse geräth, ohne irgendwelche Beziehungen zur karyokinetischen Spindel zu gewinnen. Während der ganzen Zeit des Verlaufs der Richtungsmitosen ist dasselbe im mittleren Zelltheile zu sehen, es nimmt ganz allmählich an Umfang ab, behält aber gewöhnlich seine rundliche Gestalt; bisweilen sind anstatt eines, zwei Kernkörperchen zu sehen, die wohl aus dem Zerfall des anfänglich einfachen Körperchens entstanden sind. Durch Intensität der Färbung, den Glanz und die runde Gestalt sind die Kernkörperchen deutlich von dem Spermakern zu unterscheiden.

Je mehr nun die Furchungsmitose sich ihrem Ende nähert, und je mehr währenddess die dichte körnige Plasmamasse gegen den vegetativen Pol verdrängt wird, desto mehr sieht man das Kernkörperchen gleichfalls gegen den vegetativen Eipol verschoben werden (Fig. 20, 23). Es geräth schliesslich in den sogen. „Dottersack" und ist daselbst auch nach erfolgter Theilung stets zu sehen (Fig. 24, 24). Ausser diesem grossen Kernkörperchen, das von dem Keimbläschen des Eies stammt, gerathen in die körnige Plasmamasse noch kleinere, gewöhnlich mehrere, Kernkörperchen, die den fertigen Geschlechtskernen entstammen. Sobald nämlich die Geschlechtskerne zu grösseren Blasen anwachsen, sieht man in ihnen ausser dem chromatischen Gerüst noch mehrere kleine Kernkörperchen, die nach Uebergang der Kerne in's Knäuelstadium und nach Auflösung der Kernmembran ausser Beziehung zur Furchungsspindel bleiben, vielmehr anfangs neben der chromatischen Figur (Fig. 22) zu sehen sind, dann aber im Plasma zerstreut liegen. Da ich öfters gegen Ende der Furchungsmitose und nach erfolgter Zweitheilung in dem Dottersack ausser dem oben er-

wähnten grossen Kernkörperchen noch einige kleinere sehe (Fig. 24), so glaube ich, dass die Kernkörperchen der reifen Geschlechtskerne zum Theil auch in den „Dottersack“ gelangen; zum Theil werden sie aber, glaube ich, schon früher aufgelöst.

Die Thatsache, dass die Kernkörperchen in den „Dottersack“ gelangen und dort allmählich sich auflösen, lässt, glaube ich, die Vermuthung zu, dass sie dem „Dottersack“ Substanzen zuführen, die zur chemischen Umwandlung des Reservematerials behufs nachheriger Verarbeitung desselben dienen sollen.

Unter den vielen Tausenden von Präparaten, die ich durchmustert habe, habe ich im Ganzen in 3 Fällen polysperm, oder vielmehr disperm befruchtete Eier bemerkt. Es waren dies Stadien, wo die Geschlechtskerne die Gestalt von grossen Blasen angenommen hatten; ausser dem an der Lage kenntlichen Eikerne waren zwei grosse Spermakerne zu sehen. Da man während dieses Stadiums auch an monospermen Eiern gewöhnlich vergeblich nach Centrosomen oder Strahlungen des Spermakerns sucht, so ist es nicht wunderbar, dass in diesen Fällen über diese Verhältnisse nichts zu ermitteln war.

Krakau, 1. August 1897.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII u. XVIII.

Die Figuren sind mit Zeiss' Apochromat 2 mm 1,30 und Oc. 6 unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparats entworfen (Projection auf Objecttischhöhe).

Fig. 1. Kernmembran des Keimbläschens in Auflösung begriffen unter dem Einfluss der von einem Pol der Richtungsspindel ausgehenden Strahlen. Seitlich ist ein Stück des Samenfadens zu sehen.

Fig. 2. Zwischen den beiden Polen der ersten Richtungsspindel ist die Centralspindel zu sehen, die Kernmembran in Auflösung begriffen.

Fig. 3. Die beiden Pole der ersten Richtungsspindel weiter von einander entfernt.

Fig. 4. Die ganze achromatische Figur der ersten Richtungsspindel (Centralspindel!). Der Haupttheil des Keimbläschens lag im folgenden Schnitt.

Fig. 5. Die ganze achromatische Figur der ersten Richtungsspindel (Centralspindel!). 6 Chromosomen, colossales Kernkörperchen, der Samenfaden mit Geissel liegt geschlängelt am vegetativen Pol.

Fig. 6. I. Richtungsspindel, der Kopf des Samenfadens ist kürzer und dicker geworden, die Geissel ist intensiv gefärht.

Fig. 7. I. Richtungsspindel, Samenfaden geschlängelt am vegetativen Pol.

Fig. 8. I. Richtungsspindel, seitlich das colossale Kernkörperchen.

Fig. 9. Anfang der Bildung der II. Richtungsspindel, seitlich das Kernkörperchen, gegen den vegetativen Pol der runde Spermakern.

Fig. 10. II. Richtungsspindel, in der Mitte das Kernkörperchen, seitlich nach oben zu (selten!) der Samenfadenkopf.

Fig. 11. II. Richtungsspindel, dunkles Kernkörperchen, das hellere Bläschen der Spermakopf.

Fig. 12. Endstadium der II. Richtungsmitose.

Fig. 13. Bläschenform der Geschlechtskerne, dunkles Kernkörperchen.

Fig. 14, 15, 16. Am Spermakern nach innen zu radiäre Anordnung der Körnchen, die ein homogenes Feld umgeben, mitten in diesem Feld ein (in Fig. 14 zwei) Körnchen (Centrosomen).

Fig. 17. Zwischen den beiden Geschlechtskernen eine Strahlenfigur mit Centrosoma.

Fig. 18. Die beiden Geschlechtskerne berühren sich, sie sind nur angeschnitten, vor ihnen eine Strahlensonne mit Centrosoma, zwei Kernkörperchen in der Plasmamasse.

Fig. 19. Horizontalschnitt, die Geschlechtskerne mit ihrer Berührungsfläche verschmolzen, in der Copulationsebene beiderseits Strahlenfigur mit Centrosoma.

Fig. 20. I. Furchungsspindel (Centralspindel), die Geschlechtskerne in einzelne Chromosomen aufgelöst. Das Kernkörperchen gegen den vegetativen Pol verdrängt.

Fig. 21. Horizontalschnitt. I. Furchungsspindel.

Fig. 22. Diasterstadium, an einem Pol (links) zwei Centrosomen, Vorbereitung zur nachfolgenden Mitose, nach unten von der chromatischen Figur links zwei Kernkörperchen.

Fig. 23. Spätes Diasterstadium, Beginn der Einschnürung der Zelle (vergl. Text), im Dottersack Kernkörperchen des Keimbläschens.

Fig. 24, 25. Die beiden ungleich grossen ersten Furchungszellen, Zwischenkörper mit Ueberresten der Centralspindelfibrillen, in dem mit der grösseren Zelle verbundenen Dottersack Kernkörperchen.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Beiträge zur Anatomie der Hatteria punctata.

Von

Dr. Gakutaro Osawa aus Japan.

Mit 53 Figuren im Text.

Einleitung.

Seit Günther's Arbeit sind zahlreiche Publikationen über dieses interessante Thier erschienen. So haben Albrecht (3), Cornet (67), Howes (167), Baur (20) über den Proatlas gearbeitet, und Baur (18, 19, 23, 30, 35) hat in seinen verschiedenen Arbeiten die Rippen, die Wirbelsäule, die Knochen des Kopfes, Unterkiefers, sowie der Extremitäten behandelt. Blessig (49) berührte die Halswirbelsäule. Cope (64) zog das Intercentrum in den Kreis seiner Betrachtungen, und Goette (130, 131) beschäftigte sich mit der Wirbelsäule und dem Schultergürtel. Bayer (44), Kehrer (186), Wiedersheim (287) und Perrin (223) verdanken wir die erneuerten Untersuchungen über das Extremitätenskelet, Huxley (177), Peters (230), Baur (22), und Killian (187) haben die Bedeutung des Stapes und Quadratum und Gaupp (118), Cope (66), auch Baur (37) die Morphologie der Schläfengegend genauer zu ermitteln versucht. Auch Siebenrock (266) hat eine ausführliche Beschreibung vornehmlich der Occipitalgegend geliefert. Als die wichtigste Arbeit ist immerhin diejenige von Credner (72) zu bezeichnen, der die Verwandtschaft dieses Thieres zu einer im sächsischen Rothliegenden gefundenen fossilen Form, Palaeohatteria in ihrer hohen Bedeutung hervorgehoben hat. Auch in Brehm's Thierleben[1]) finden wir folgende Bemerkung: Brückenechse: Was das merkwürdigste ist: das früheste Kriechtier (Palaeohatteria) ist der allernächste Verwandte des lebenden Thieres, das also als ein Ueberbleibsel des ältesten Kriechthierstammes aufgefasst werden

1) Brehm's Thierleben, III. Aufl. 1892.

muss, der einzige überlebende Rest einer längst verschwundenen Welt, ehrwürdig durch eine Ahnenreihe, wie sie kein zweites Wirbelthier der Erde aufzuweisen hat.

Vor Credner hat Seeley (259) die Hatteria mit vielen lebenden Reptilien verglichen, und später hat Dollo (84) auch auf ihre Beziehung zu Champsosaurus, den er als „Rhynchocéphalien adapté à la vie fluviatile" characterisirt, aufmerksam gemacht.

Fast alle die erwähnten Arbeiten beschränkten sich wesentlich auf das Skeletsystem, während die Verhältnisse der Weichtheile, wie der Muskeln und Nerven bis jetzt noch wenig untersucht worden sind. Nur die Muskeln und Nerven der hinteren Extremität haben durch Gadow (111), diejenigen des Bauches durch Maurer (199) eine genauere Untersuchung erfahren. Auch Perrin (223) hat die Muskeln der hinteren Extremität eingehend untersucht, ohne aber die zugehörigen Nerven zu berücksichtigen. Ueber die Weichtheile der Halsgegend liegt eine ausführliche Untersuchung von van Bemmelen (48) vor. Die Abbildung des Gehirns finden wir ferner bei Wiedersheim (288) und den N. hypoglossus in dem umfangreichen Werke von M. Fürbringer (107) behandelt. In den ausführlichen Arbeiten des letztgenannten Forschers über die Extremitätenmuskeln (102, 103), sowie in derjenigen J. G. Fischer's (93) über die Hirnnerven geschieht der Hatteria keine Erwähnung. Bei Günther (140) endlich finden wir bloss einige kurze Bemerkungen über Rumpf- und Extremitätenmuskeln; das Nervensystem wird nicht erwähnt[1]).

Und so habe ich mir die Aufgabe gestellt, vor allem die Muskeln und Nerven dieses seltenen Thieres eingehend zu untersuchen und dabei auch das Skeletsystem und manch andere Verhältnisse mit in Betracht zu ziehen, um so eine möglichst zusammenhängende, lückenlose Beschreibung desselben zu geben, denn eine solche fehlt ja noch! Vielleicht aber darf ich hoffen,

---

1) Ueber das Parietalorgan verweise ich auf Spencer (270) und Peytoureau (231). Die Arbeit von Smets, G.: Notice sur Hatteria punctata (Gray), Muséon 1887, war mir nicht zugänglich. — Ueber die Bauverhältnisse der Eingeweide und der Haut der Hatteria verweise ich auf meine früheren Publicationen: 1. Beitrag zur feineren Structur des Integumentes der Hatteria punctata. Dieses Archiv Bd. XXXXVII, 1896. — 2. Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. Ebendaselbst, Bd. XXXXIX, 1897.

mit dieser Arbeit zugleich auch einen Beitrag zur Kenntniss der Bauverhältnisse der Reptilien im Allgemeinen geliefert zu haben.

Herr Professor Wiedersheim war so liebenswürdig, mich auch bei dieser Arbeit freundlichst zu unterstützen und mir fünf vollkommene Exemplare von Hatteria, darunter drei männliche und zwei weibliche, welch' letztere er für mich von Herrn Professor Jeffery Parker in Otago, Neu-Seeland erbeten hatte, zur Verfügung zu stellen. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm an dieser Stelle herzlichst zu danken.

Freiburg i. B., den 15. August 1897.

G. Osawa aus Japan.

I. Theil. Zur Knochenlehre.

Wirbelsäule.

Ueber die Anzahl der Wirbel macht Günther folgende tabellarische Darstellung:

3 cervical (1—3) without pleurapophyses.
5 cervical (4—8) with pleurapophyses.
3 dorsal (9—11) with ribs attached to sternum.
11 dorsal (12—22) with ribs and abdominal ribs.
3 lumbar (23—25).
2 sacral (26—27).
36 caudal (28—63).

Mit Ausnahme der Schwanzwirbel und der Abdominalrippen kann ich diese Angabe bestätigen. Die Anzahl der Schwanzwirbel schwankt. Als Maximum fand ich deren 29 und als Minimum 15. Im letzteren Falle war die hintere Hälfte des Schwanzes durch Knorpelstücke vertreten. Albrecht zählt deren $15\,^1/_2$. Ueber die Abdominalrippen siehe Seite 491.

Der erste Halswirbel, Atlas (Fig. 1 *A*).

Der knorpelige ventrale Bogen (*v. B.*) bildet mit dem Lig. transversum (*tr*) einen Ring, welcher nach vorn für den Condylus occipitalis und nach hinten für den Epistropheus eine concave Gelenkfläche bildet. Er entspricht, wie Baur behauptet, der ersten Hypapophyse (Hoffmann) oder Intercentrum (Baur, Cope), weil das Wirbelcentrum durch den Proc. odontoideus

dargestellt wird. Die knöchernen, schwach ausgebildeten Neuralbögen (*d. B.*) gehen vom dorsalen Theil des vorderen Bogens schräg nach dorso-caudalwärts und verbinden sich in der dorsalen Mittellinie, um so das Foramen vertebrale zu formiren. Der Processus spinosus fehlt und der Processus articularis superior ist nicht deutlich ausgeprägt, wohl aber der untere Gelenkfortsatz, welcher mit dem entsprechenden des zweiten Halswirbels articulirt. Die Incisura vertebralis superior und inferior lassen sich sowohl am cephalen, wie am caudalen Rand des Bogens als schwache Ausschnitte erkennen.

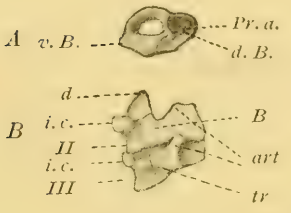


Fig. 1.

A Atlas. *v. B.* = ventraler Bogen, *d. B.* = dorsaler Bogen, *Pr. a.* = Proatlas.

B Zwei vordere Halswirbel von der linken Seite; *II* = Epistropheus, *III* = der dritte Halswirbel, *B* = Bogen, *d* = Processus odontoideus, *i. c.* = Intercentrum (Hypapophysis), *art* = Proc. articularis, *tr* = Proc. transversus.

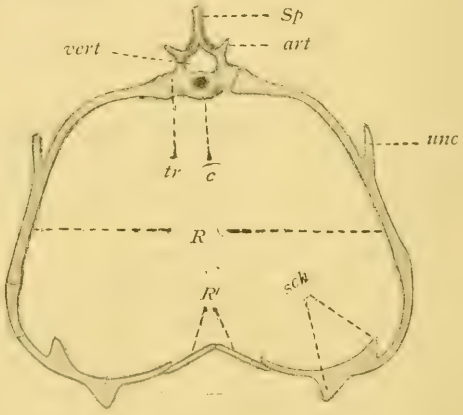


Fig. 2.

Ein Rumpfwirbel mit den zugehörigen Rippen. *c* = Wirbelkörper, *tr* = Proc. transversus, *vert* = Foramen vertebrale, *art* = Proc. articul., *sp* = Proc. spinosus, *R* = Rumpfrippen, *unc* = Proc. uncinatus, *sch* = schaufelförmige Fortsätze, *R'* = Abdominalrippen; diese sind alle unpaarig, die Trennungslinie soll also wegfallen.

Es war Albrecht (3), welcher über dem dorsalen Atlasbogen ein kleines Knöchelchen fand, das er als Éparcuale du Proatlas bezeichnet, und dessen wahre Bedeutung er hervorgehoben hat. Während er es nur an der linken Seite fand, bestätigten die späteren Untersuchungen von Baur (20) Howes (167) u. A., dass es auch auf beiden Seiten vorkommt; dagegen leugnet Cornet (67) die constante Existenz desselben. Soviel ich gesehen habe, findet es sich beiderseits als ein kleines, dreieckiges Knöchelchen (*Pr. a.*) an der Stelle der nicht deutlich ausgebildeten Proc. articulares superiores am cephalen Rand des

Atlasbogens; ich entscheide mich also für die erstgenannten Autoren.

Der zweite Halswirbel, Epistropheus (Fig. 1 *B*).

Der knöcherne Körper zerfällt durch Nähte in drei Abschnitte: in den vorderen ventralen und dorsalen, sowie in den caudalen. Der caudale Abschnitt entspricht dem eigentlichen Wirbelkörper, während der vordere dorsale dem Processus odontoides (*d*), also dem eigentlichen Atlaskörper gleich ist, und der vordere ventrale als Hypapophysis (*ic*) angesehen werden kann. Diese beiden Abschnitte sind an der vorderen gegen den Atlas zugekehrten Fläche überknorpelt und bilden gemeinsam ein Sattelgelenk, indem die Gelenkfläche in der Richtung von ventral nach dorsal concav und von einer Seite zur andern convex ist. Der eigentliche Epistropheuskörper (*II*) ist caudalwärts concav und grenzt durch eine Zwischenscheibe gegen den Körper des dritten Halswirbels. Der sehr mächtige Bogen (*B*) stösst ventral an den Proc. odontoides und den Körper; sie sind durch eine dreistrahlige (Y) Naht von einander geschieden und zwar so, dass oben zwischen den beiden Schenkeln von Y der Proc. odontoides, dorsal von der Naht der Bogen und ventral von ihr der Körper liegen. Die beiderseitigen Bögen verlängern sich in einen ebenfalls mächtigen Processus spinosus, dessen Spitze überknorpelt ist. Die vorderen wie die hinteren Gelenkfortsätze (*art*) kommen deutlich zur Entwicklung und helfen mit dem Wirbelkörper die Foramina intervertebralia anterius et posterius einschliessen. Die Gelenkfläche des hinteren Gelenkfortsatzes sieht nach ventral und lateral.

Die übrigen Halswirbel (Fig. 1 *B III*)

sind im allgemeinen gleich gebaut. Jeder besitzt einen mächtigen Körper, und derselbe stellt einen Abschnitt einer dreiseitigen Pyramide, deren Kanten abgerundet sind, dar. Ihre beiden Endflächen sind concav, also amphicoel [1]). Den Körpern schliessen

1) Mit der Bezeichnung will ich aber nicht gegen Goette auftreten, wenn er sagt, dass bei der Hatteria keine eigentlichen amphicoelen Wirbel vorkommen, wenn man darunter Wirbel mit einer gegen die beiden Enden und intervertebral erweiterten Chordahöhle versteht.

sich nach hinten (od. dorsal) die Bögen an, welche wie diejenigen des zweiten Wirbels gebaut und mit beiderlei Gelenkfortsätzen (*art*) und einem Dornfortsatz versehen sind. Das von ihnen eingeschlossene Foramen vertebrale ist rund. An der ventralen Seite des Körpers in den Zwischenräumen zwischen den beiden benachbarten Wirbeln liegen unpaare kleine Gebilde, Hypapophyses (*ic*), von welchen einzelne caudalwärts an Grösse abnehmen, so dass man sie an dem letzten Halswirbel kaum noch wahrnimmt. Die Processus transversi (*tr*), welche an den ersten beiden Halswirbeln noch nicht zur Entwicklung kommen, treten an dem dritten als kleine, und am vierten Wirbel als etwas grössere, transversal gerichtete Hervorragungen auf, welche in der mittleren Höhe der den Körper und Bogen von einander trennenden Naht und von den beiden Knochentheilen ausgehen, und an welchen die erste Halsrippe hängt. An den folgenden Wirbeln werden die Processus transversi mächtiger und so auch die Rippen.

Die Rumpfwirbel (Fig. 2)

sind alle ähnlich geformt. Der Körper (*c*) gleicht einem kurz abgeschnittenen Cylinder, ist an beiden Endflächen concav, amphicoel. Der Bogen ist weniger hoch, der Processus spinosus (*sp*) länger, aber schwächer als in der Halsregion. Die vorderen wie die hinteren Gelenkfortsätze (*art*) sind deutlich ausgebildet; die Gelenkfläche ist an den vorderen ein wenig concav und dorso-medial, an den hinteren dagegen convex und ventro-lateral gerichtet. Die Processus transversi (*tr*) sind in der dorso-ventralen Richtung sehr verbreitert und stehen mit dem entsprechend breiten proximalen Rippenende in Verbindung. Das Foramen vertebrale (*vert*) ist herzförmig. Knöcherne Intercentra sind nicht mehr als solche, sondern nur als ein Theil der knorpeligen Zwischenwirbelscheibe vorhanden.

Sacralwirbel (Fig. 3).

Der Körper, Bogen, sowie Processus spinosus und das Foramen vertebrale unterscheiden sich nicht besonders von denen der Rumpfwirbel, nur sind die Sacralwirbel etwas grösser und die Processus articulares (*art*) haben mehr flache Gelenkflächen, welche bei den vorderen dorsal- und bei den hinteren ventral-

wärts schauen. Unverhältnissmässig mächtig sind die Processus transversi (*tr*), welche am lateralen Ende verdickt und mit einander verbunden sind, um einerseits eine Articulationsfläche für die Facies sacralis ilei zu bilden, andererseits zwischen sich ein grosses Foramen sacrale (*sac*) einzuschliessen, in welches das Foramen intervertebrale sich öffnet.

Fig. 3.
Zwei Sacralwirbel und ein Schwanzwirbel, von hinten. *art*, *tr* wie oben, *sac* = Foramen sacrale.

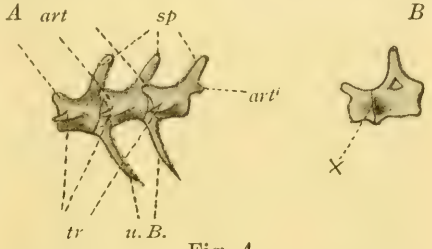


Fig. 4.
A. Drei Schwanzwirbel mit gut entwickeltem unteren Bögen. *sp*, *art*, *tr* wie oben, *art'* = hinterer Proc. arter. an der Basis des Proc. spinosus, *u. B.* = untere Bögen. — *B*. Der letzte Schwanzwirbel. × = Fuge zwischen der vorderen und hinteren Hälfte des Körpers.

Schwanzwirbel (Fig. 4 *A*, *B*).

Die vorderen Schwanzwirbel verhalten sich wie die Rumpfwirbel, entbehren aber der Rippen. Die hinteren Schwanzwirbel weisen Veränderungen in der Form auf. Zunächst treten zwischen den einzelnen Wirbeln die unteren Bögen (*u. B.*) auf. Das erste Paar, welches zwischen dem dritten und vierten Wirbel liegt, besteht nur aus zwei kleinen Knochenstäbchen, welche proximal mit der Zwischenwirbelscheibe zusammenhängen und distal frei enden. Vom zweiten Paar an werden die Knochenstäbchen länger, mächtiger und kommen distal zusammen, um ein ovales Loch zwischen sich einzuschliessen. Was die Stärke der einzelnen Bogenpaare betrifft, so sind die zweiten bis vierten am mächtigsten, die weiterfolgenden werden immer schwächer, bis sie an der Schwanzspitze wieder rudimentär werden. Die Wirbelkörper werden schmäler aber länger und zerfallen (vom sechsten bis siebenten an) in vordere und hintere Abschnitte und dadurch werden auch die oberen Bogen in der cephalo-caudalen Richtung breiter und in der transversalen schmäler. Die Dornfortsätze werden caudalwärts immer schwächer. Die beiderseitigen Ge-

lenkfortsätze, welche bei den vorderen Wirbeln an den beiden Seiten des Dornfortsatzes sitzen, kommen näher an einander, bis sie schliesslich zu einem zusammenfliessen. Die Foramina intervertebralia werden verhältnissmässig gross und die beiderseitigen kommen je nach der Reduction der Wirbelbogen einander immer näher, so dass sie an der Schwanzspitze zu einem einzigen verschmolzen erscheinen. Ein solcher Caudalwirbel weist dorsal zwei Fortsätze auf: einen vorderen (*art*), nach vorn gerichteten und einen hinteren, mächtigeren (*sp*). Der letztere ist nämlich der eigentliche Dornfortsatz, während der erstere nichts anderes ist als die vereinigten vorderen Gelenkfortsätze. Die hinteren Gelenkfortsätze (*art'*) bilden an der Basis des Dornfortsatzes eine kleine Hervorragung, welche eine oder zwei Gelenkflächen zeigt, je nachdem die ihnen entsprechenden vorderen Gelenkfortsätze der folgenden Wirbel miteinander verschmolzen oder noch getrennt sind. Die Processus transversi (*tr*) gehen bei den vorderen Wirbeln von der Mitte der Seite der Wirbel aus und sind stachelförmig. Bei den hinteren Wirbeln werden sie niedriger und stumpfer und gehen von der Fuge (*B*, ×) zwischen der vorderen und hinteren Hälfte jedes Wirbelkörpers aus. Freie Rippen, welche Baur bei einer jungen Hatteria gefunden haben will, kamen bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht zu Gesicht.

Die Theilung der Schwanzwirbel (*B*)

wurde von Hyrtl (180) bei vielen Reptilien genau beschrieben, auch Günther machte auf dasselbe Verhältniss bei der Hatteria aufmerksam. Ueber das Zustandekommen der Trennung spricht Gegenbaur (119) sich dahin aus, dass sie auf der Entstehung eines grossen Markraumes beruhe, der mit dem Verschwinden des Chordarestes einigen Zusammenhang hat und das sie mit der Synchondrosenbildung, welche Hyrtl gefunden haben wollte, nichts zu thun hat.

Die unteren Bögen

haben verschiedene Deutungen erfahren. Gegenbaur (126) erachtet sie den Rippen homolog und Leydig (193) will sie den Hypapophysen der Halswirbelsäule gleichstellen. Während die Behauptung Gegenbaur's mit den Beobachtungen von

Claus (63) sowie von Baur (23, 26) nicht gut übereinstimmt, da nach dem ersteren die Rippenrudimente beim Alligator an den Seitenfortsätzen der Schwanzwirbel vorkommen sollen, und der letztere dieselben auch bei einer jungen Hatteria vorgefunden haben will, hat die Angabe Leydig's bei vielen Forschern Anklang gefunden. So schliesst sich Hoffmann (162) ihm an und bemerkt, dass die Hypapophysen am Hals wie die unteren Bögen des Schwanzes paarig auftreten, und dass sie eine ähnliche Lage wie diejenigen in der Schwanzregion einnehmen. Auch Cope (64), Baur und Credner stellen die unteren Schwanzbögen den Hypapophysen gleich, während Dollo (82) behauptet, dass beide Gebilde von einander verschieden seien: „Les intercentres et les haemapophyses sont hétérodinames chez tous les vertrébrés".

Ich möchte mich dem letztgenannten Forscher anschliessen und annehmen, dass die Hypapophysen des Halses am Schwanz durch die intervertebralen Knorpelscheiben allein vertreten sind, und dass die Verbindung der unteren Bögen mit den letzteren eine secundäre Erscheinung ist, wie dies Hoffmann bei Gecko nachgewiesen hat, und dass die beiden Gebilde also von einander getrennt gehalten werden müssen. Es hat auch Hatschek (147) bezüglich des verschiedenen Verhaltens der Rippen bei Fischen, Amphibien und Amnioten hervorgehoben, dass sie bei den ersteren zwischen der Somatopleura und der hypaxonischen Muskulatur, bei den letzteren dagegen zwischen der epi- und hypaxonischen Muskulatur liegen. Hatschek will die Homologa dieser von einander verschiedenen Gebilde in den dorsalen und ventralen Rippen bei Polypterus gefunden haben, insofern die dorsalen Rippen dieses Ganoiden den Amphibien —, und die ventralen den Fischrippen entsprechen sollen. Die ventralen Rippen sind zugleich auch diejenigen, welche im Bereich des Schwanzes die unteren Bögen bilden, während die dorsalen hier nicht zur Entwicklung kommen. Genau dasselbe Verhalten kann man auch auf die Hatteria übertragen, und demnach wären die unteren Bögen dieses Thieres den ventralen Ganoidrippen homolog, während die eigentlichen, den dorsalen Ganoidrippen entsprechenden Rippen hier ausfallen. Mit andern Worten: im Schwanz der Hatteria sind nur die Fischrippen ausgebildet, während die Amphibienrippen eine Rückbildung erfahren haben.

Die Rippen.

Es sind 5 Rippen-Paare am Hals und 17 am Rumpf vorhanden. Von den letzteren erreichen 3 das Sternum, 11 die ventralen Abdominalrippen, und 3 enden frei zwischen den Bauchmuskeln. Maurer giebt 15 wahre Rippen an.

Die Halsrippen sind bogenförmige Stücke, welche proximal mit einem verbreiterten Ende an dem Processus transversus hängen und distal mit Knorpelansatz frei enden. Die erste Halsrippe ist am kleinsten und an ihrem vertebralen Ende in zwei Theile getheilt („tubérosité" und „col rudimentaire", Albrecht). Die weiter caudal folgenden Rippen werden successiv grösser und entbehren des Halses, die vierte und fünfte haben weit distal hakenförmige Fortsätze, Processus uncinati, welche erst bei den Rumpfwirbeln gut entwickelt sind.

Die 3 Sternalrippen (Fig. 2 *R*)

bestehen aus drei Abschnitten, von denen der proximale am längsten ist. Er besitzt einen mächtigen Processus uncinatus (*unc*), von welchem die Zacken der schrägen Bauchmuskulatur entspringen. Der zweite Abschnitt ist am kürzesten und geht unter Knickung in den dritten distalen über, welcher das Brustbein erreicht.

Die 11 vorderen Rumpfrippen (Fig. 2 *R*)

sind wie die Sternalrippen gebildet, gehen aber im dritten distalen Abschnitt Veränderungen ein, indem sie einerseits in einen vorderen und hinteren dreieckigen oder schaufelförmigen Fortsatz („schaufelförmige Fortsätze" Maurer) (Fig. 2 u. 22 *sch*) auslaufen, welche flügelartig an ihren beiden Seiten hängen und andererseits mit ihren Enden mit den ventralen abdominalen Rippen (*R'*) verbunden sind.

Die drei hinteren Rumpfrippen

weisen einen rudimentären Character auf, indem die Proc. uncinati undeutlich werden, die dreieckigen Knorpelanhänge fehlen, und ihre Enden, knorpelig endigend, frei zwischen den Bauchmuskeln liegen.

Von den ventralen Abdominalrippen (Fig. 2 *R'*)

giebt Günther 25—26 und Maurer (199) 22 Stücke an; ich

habe deren stets 24 unpaarige Stücke gezählt. Unter ihnen verbinden sich

Die	I.	mit	der	I.	Rumpfrippe.
„	III.	„	„	II.	„
„	V.	„	„	III.	„
„	VII.	„	„	IV.	„
„	IX.	„	„	V.	„
„	XI.	„	„	VI.	„
„	XIII.	„	„	VII.	„
„	XV.	„	„	VIII.	„
„	XVII.	„	„	IX.	„
„	XIX.	„	„	X.	„
„	XXI.	„	„	XI.	„

Die dazwischen liegenden sowie die hinteren drei Rippen sind frei.

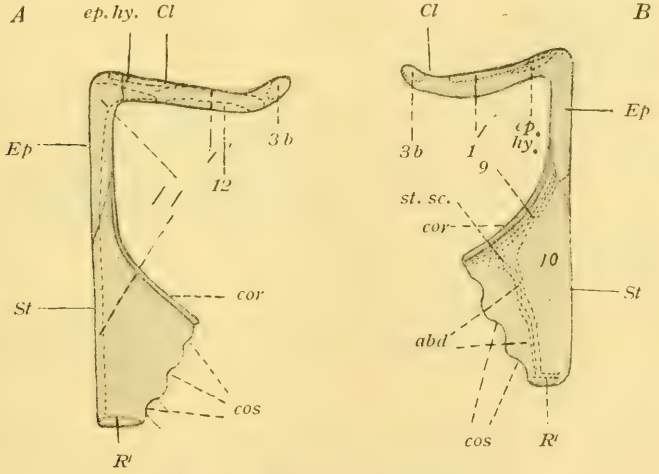


Fig. 5. Sternum u. Clavicula.
A von vorn, *B* von hinten gesehen. *St* = Sternum, *Ep* = Episternum, *Cl* = Clavicula, *cor* = Sulcus coracoideus, *cos* = Incisurae costales, *ep. hy.* = Ursp. des Musc. episterno-hyoideus, *st. sc.* = Ligamentum sterno-scapulare internum, *abd* = Ansatz des M. transversus abdominalis, *R'* = Rectus abdominalis. Arabische Ziffern bezeichnen den Ansatz resp. Ursprung der mit gleichen Ziffern benannten Muskeln.

Das Sternum

stellt eine rhombische Platte (*St*) mit vier Ecken dar. Die eine Ecke liegt cephal und die andere caudal, während die beiden übrigen Ecken am lateralen Rand des Knochens sitzen, welcher

dadurch in zwei Abschnitte getheilt wird, in den cephalen und caudalen. Der vordere Abschnitt des Randes ist halbmondförmig ausgeschnitten und mit einer tiefen Furche (Sulcus coracoideus) (*cor*) versehen, in welche der mediale Rand des Coracoid passt, während der caudale zur Aufnahme der drei Sternalrippen bestimmt ist und drei entsprechende Incisurae costales (*cos*) aufweist. Von der cephalen Ecke des Brustbeines geht nach vorn ein langer rechteckiger Knochen, Episternum (*Ep*) aus. Er ist am cephalen Ende verbreitert und bildet die Articulationsfläche für die Clavicula. Die caudale Ecke des Brustbeines endet frei und ist für die Insertion des Rectus abdominalis bestimmt.

Kopfskelet.

Der Schädel besteht aus folgenden Knochen:			(Verkürzung)[1]
Knochen der Occipitalgegend	1. Basioccipitale	(unpaarig)	(*Bo*)
	2. Pleuroccipitalia	(paarig)	(*Pl*)
	3. Opisthotica	„	(*Op*)
	4. Suproccipitale	(unpaarig)	(*So*)
Knochen der Schädelbasis	5. Basispenoid	„	(*Bsph*)
	6. Praesphenoid	„	
	7. Parasphenoid	„	(*Pasph*)
	8. Columellae	(paarig) (Anhang)	(*Col*)
Knochen der Ohrgegend	9. Prootica	„	(*Pro*)
	10. Quadrata	„	(*Q*)
	11. Tympanica	„	(*Ty*)
	12. Stapedes	„ (Anhang)	(*St*)
Knochen des Daches und der Seite des Schädels	13. Squamosa	„	(*Sq*)
	14. Parietalia	„	(*P*)
	15. Frontalia	„	(*Fr*)
	16. Praefrontalia	„	(*Prf*)
	17. Postfrontalia	„	(*Pf*)
	18. Jugalia superiora	„	(*J.s.*)
	19. „ inferiora	„	(*J.i.*)
Knochen des Gesichtstheiles	20. Nasalia	„	(*N*)
	21. Praemaxillaria	„	(*Pm*)
	22. Maxillaria	„	(*M*)
Knochen der ventralen Fläche des Gesichtstheiles	23. Vomera (+Turbinale?)	„	(*V*)
	24. Palatina	„	(*Pal*)
	25. Transversa	„	(*Tr*)
	26. Pterygoidea	„	(*Pt*)

1) Die Verkürzung gilt für die Figurenerklärung.

Knochen des Unterkiefers	27. Dentalia	(paarig)		(*D*)
	28. Complementaria	„		(*C*)
	29. Splenia	„		(*Sp*)
	30. Articularia	„		(*Ar*)
	31. Suprangularia	„		(*Sa*)
	32. Angularia	„		(*An*)
Visceralskelet	33. Basihyale	(unpaarig)	(Anhang)	(*Bhy*)
	34. Ceratohyalia	(paarig)	„	(*I*)
	35. Ceratobranchialia	„	„	(*II*)

Das Basi-Occipitale, (Günther und Siebenrock) (Fig. 6, 7, 9, *Bo*).

bildet den ventralen Umfang des Foramen occipitale (*F*) und stellt eine kurze Halbrinne dar, indem es die concave Seite dorsalwärts kehrt. Vorn stösst es an das hintere Ende des Basi-

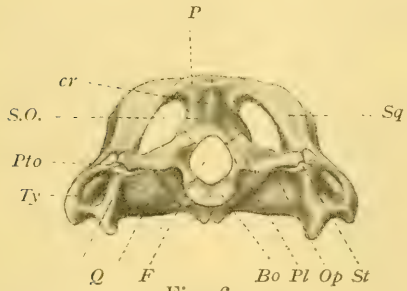


Fig. 6.
Der Hirnschädel von hinten gesehen. *F* = Foramen occipitale, *cr* = Crista occipitalis externa.

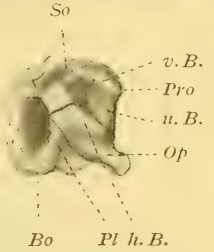


Fig. 7.
Die dorsale Fläche der knöchernen Gehörkapsel *v. B—d.* = vordere Canalis semicircularis, *h. B.* = der hintere, *u. B.* = der horizontale.

sphenoid, mit welchem es fest verwachsen ist. Diese Verwachsungsstelle bildet an der cranialen Seite eine quere und an der ventralen eine umgekehrt V-förmige Naht (Fig. 9 ×), indem die beiderseitigen flügelförmigen Ecken des Parasphenoids ein Stück weiter nach hinten sich verlängern und dem vorderen entsprechenden Theil des Basi-Occipitale von der ventralen Seite her aufliegen.

Hinten ist das Basioccipitale verdickt und bildet den unpaaren querliegenden Condylus occipitalis, welcher mehr als einen Halbring umfasst und eine nach hinten concave Gelenkfläche aufweist. Die letztere ist mit einem dünnen Knorpel überzogen und dehnt sich auch etwas gegen die ventrale Seite aus.

An der ventralen Seite des Basioccipitale sieht man etwa in der Mitte der beiden Seitenränder des Knochens einen kleinen spitzen Fortsatz lateral und abwärts gehen. Ein jeder ist mit dem hinteren, flügelförmigen Processus des Parasphenoid zum Tuberculum spheno-occipitale, Siebenrock (Fig. 9 *sph. oc.*) verbunden.

Lateral grenzt der Knochen in seinem hinteren Abschnitt an die beiden Pleuroccipitalia (Siebenrock) und im vorderen mit der von Siebenrock als Fossa cochlearis bezeichneten Grube an die Ohrkapsel (Fig. 9 *Ohr*).

Exoccipitale (Günther),
Pleuroccipitalia (Siebenrock) (Fig. 6, 7, 9 *Pl*).

Jedes Pleuroccipitale ist verhältnissmässig wenig entwickelt und erinnert noch an den Wirbelbogen des an das Occipitale sich direct anschliessenden ersten Halswirbels. Mit der medialen Fläche bildet es die laterale Wand des Foramen occipitale (*f*) und betheiligt sich mit einem sehr kleinen ventralen Theil an der Bildung des Condylus occipitalis. Weiter dorsalwärts ist es verbreitert und berührt vorne das Supraoccipitale und lateral das Opisthoticum.

Der basale Theil des Pleuroccipitale verbindet sich mit dem Basioccipitale, während sein vorderer, schwach concaver Rand die hintere Umgrenzung des spaltförmigen Foramen jugulare (Siebenrock) liefert, dessen vordere Wandung durch die knorpelige Ohrkapsel gebildet wird, und welches die Vagusgruppe austreten lässt. Hinter diesem Foramen finden sich zwei kleine Oeffnungen, welche durch eine ganz dünne Knochenspange von einander getrennt sind. Sie sind die Foramina hypoglossa und lassen die beiden Wurzeln des gleichnamigen Nerven durchtreten.

Bezüglich der erwähnten Nervenlöcher sind die Angaben der Autoren nicht übereinstimmend. So sagt Leydig (193), dass die eine von den drei Oeffnungen, dem Foramen jugulare entsprechend, dem N. vagus und glossopharyngeus, die hinterste aber dem N. hypoglossus zum Austritt diene. Die dritte Oeffnung soll dem Canalis caroticus gleichkommen, allein Leydig bemerkt ausdrücklich, dass er die Gefässe und Nerven dieser Gegend nicht näher studirt habe. Bei Siebenrock (266) heisst

es auf Seite 7—8: „Der äussere Rand des Bogens (nämlich des Pleuroccipitale) bildet die obere und hintere Begrenzung des Foramen jugulare und enthält von oben nach unten das Foramen nervi hypoglossi, das Foramen n. vagi und das Foramen n. glossopharyngei.“ Wie ich constatirt habe, treten der Vagus und der Glossopharyngeus in Gemeinschaft durch das Foramen jugulare aus, während der Hypoglossus zwei Foramina zu seinem Austritt benützt.

Opisthoticum (Fig. 6, 7, 8 *Op*), Paroccipitale (Siebenrock), The lateral process of the Exoccipital (Günther).

Es handelt sich hier um einen abgestumpft kegelförmigen Knochen, welcher sich durch die erweiterte mediale Basis dorsal mit dem Prooticum, Supraoccipitale und Pleuroccipitale verbindet und dadurch einerseits den hinteren Theil der Ohrkapsel und andrerseits das Foramen jugulare begrenzen hilft. Lateralwärts dehnt er sich in Form eines starken horizontalen Fortsatzes aus und grenzt mit seinem überknorpelten Ende an die hintere Ecke des Squamosum sowie an die Spitze des Quadratum, um mittelst eines derbfaserigen Gewebes an die beiden Knochen befestigt zu werden. An seiner ventralen Seite liegt der Stapes. Die Verbindung mit dem Basioccipitale, welche Siebenrock wiederholt erwähnt, existirt nicht; die beiden Knochentheile werden vielmehr durch einen der Ohrkapsel angehörigen Knorpelstreifen von einander getrennt. Nichtsdestoweniger geht sein basaler Theil mit der

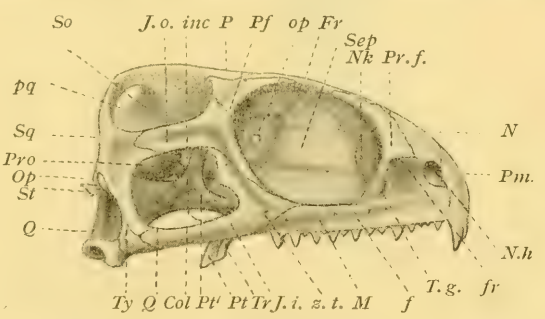


Fig. 8.

Laterale Fläche des Hirnschädels. *N. h.* = Nasenhöhle, *N. k.* = die hintere Nasenkapsel, *fr* = Proc. frontalis des Maxillare, *f* = kleine Oeffnungen für die Austritte der Zweige des N. infraorbitalis u. alveolaris superior posterior. *Z. t.* = Foramen zygomatico-temporale, *Sept* = Septum interorbitale, *op* = Foramen opticum, *inc* = Incisura otosphenoidea Siebenrock, *p. q.* = Foramen parieto-quadratum.

knorpeligen Ohrkapsel eine innige Verbindung ein und umgrenzt in Gemeinschaft mit dem Prooticum das relativ grosse Foramen ovale, welches nach aussen durch die basale Platte des Stapes geschlossen wird. Leydig erachtet diesen Knochen dem Mastoideum der Säugethiere homolog.

Supraoccipitale (Siebenrock) (Fig. 6, 8 *So*), Superoccipital (Günther).

Dieser Knochen weist die Form eines unregelmässigen Vierecks auf. Die Aussenfläche ist ein wenig convex und besitzt eine in der Mittellinie laufende Längskante, Crista occipitalis (*cr*), während die Innenfläche unregelmässig concav ist. Vorne lehnt er sich mittelst eines, von seinem vorderen Rand ausgehenden Knorpels an die ventrale Fläche des hinteren Abschnittes des Parietale an, während er mit seinem hinteren concaven Rand den oberen Umfang des Foramen occipitale begrenzt. Lateralwärts stösst er an der dorsalen Seite an das Prooticum, Opisthoticum und Pleuroccipitale und an der ventralen Seite an die knorpelige Ohrkapsel, um so an der Bildung derselben theilzunehmen.

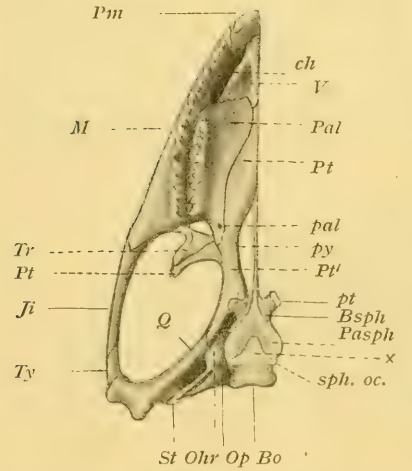


Fig. 9.
Ventrale Fläche des Hirnschädels. *ch* = Choane, *pal* = Foramen palatinum, *py* = Incisura pyriformis, *pt* = Proc. pterygoideus des Basisphenoid, *sph.-oc.* = Tuberculum spheno-occipitale, *Ohr* = die knorpelige Ohrkapsel.

Das Basisphenoid (Günther und Siebenrock) (Fig. 9 *B. sph.*)

ist ein unregelmässig-quadratischer Knochen, liegt direct vor dem Occipitale basilare und stösst vorne an die Basis der Columella und des weiter unten zu erwähnenden Knorpelstückchens der membranösen Hirnkapsel, sowie an das Praesphenoid.

Ventralwärts hängt es mit den vorn ventral ausgehenden Fortsätzen Basisphenoid Process (Günther), Processus pterygoidei (Siebenrock) (pt) mit dem hinteren Ende des Pterygoid zusammen, während die übrige ventrale Fläche von dem hinteren verbreiterten Ende des Parasphenoid überdeckt wird. Die dorsale Fläche des Knochens ist zur Aufnahme der ventralen Circumferenz des Hinterhirns ein wenig vertieft. Vor dieser Vertiefung sieht man an den beiden Seiten eine kleine Oeffnung für den Austritt des N. abducens, nicht aber für Zweige der Carotis interna, wie Siebenrock angegeben hat. Mit dem lateralen Rande grenzt der Knochen ferner an die knorpelige Ohrkapsel sowie an das Prooticum.

Das Praesphenoid

ist völlig knorpelig, beginnt unmittelbar vor dem Basisphenoid und geht continuirlich in das Septum interorbitale über, dessen unteren Rand es liefert. Es wird vom Parasphenoid von der ventralen Seite her überlagert.

Das Parasphenoid (Fig. 9 *Pasph*)

ist ein schlanker, spiessförmiger Knochen, beginnt mit einem verbreiterten Ende an der ventralen Fläche des vorderen Theiles des Basioccipitale sowie des Basisphenoid und geht als ein dünner Stiel mit einer allmählich sich verjüngenden Spitze entlang des ventralen Randes des Praesphenoids und des Septum interorbitale nach vorn, wird aber nach einem kurzen Verlauf durch einen faserigen Streifen ersetzt, welcher weiter vorn in die Nasenscheidewand übergeht.

Ueber Anhang: Columella siehe „die laterale Hirnkapsel“.

Das Prooticum (Fig. 7, 8 *Pro*), Alisphenoid (Günther). Otosphenoideum (Siebenrock)

ist ein unregelmässig aufgetriebener Knochen und bildet den vorderen und ventralen Theil der Gehörkapsel. Vorne stösst es mit der dorsalen und der ventralen Ecke an die Columella und umgrenzt mit dieser eine Lücke, Incisura otosphenoidea (Siebenrock) (Fig. 8 *inc*), welche mit Ausnahme der Austrittsstelle des Trigeminus mit einer Membran verschlossen ist. Oben grenzt es an das Supraoccipitale und hinten an das Opisthoticum. An dem

ventralen Theile ist es theils mit dem Basiophenoid verbunden, theils aber bildet es einen Theil der Ohrkapsel und der Fenestra ovalis, welch' letztere durch die Betheiligung des Opisthoticum in ihrer Form ergänzt wird. Weiter vorne von der Fenestra ovalis und ventralwärts von der Incisura otosphenoidea sieht man eine kleine Oeffnung für den N. facialis.

Das Quadratum (Günther) (Fig. 6, 7, 8, *Q*), Tympanicum (Leydig)

stellt einen unregelmässig geformten Knochen dar. Von der Seite betrachtet, weist es die Form einer länglich dreieckigen dünnen Platte auf, deren basaler Theil aber sich stark verdickt und eine eigenthümliche Umgestaltung erfährt. Es bildet sich hier, von hinten gesehen, eine Art Pfeiler, welcher mit dem Tympanicum (Quadrato-jugale, Baur) einen ovalen Ring gestaltet, an dessen vorderem Umfang das Trommelfell angeheftet ist. Der ventrale Theil dieses Ringes bildet eine sattelförmige Gelenkfläche für den Unterkiefer, während der dorsale sich ein wenig zuspitzt und in den Winkel zwischen Opisthoticum und Squamosum zu liegen kommt. Diese Ecke des Quadratum ist mit einem Knorpel versehen, welchen Siebenrock Epiphysis des Quadratum nennt und dem Pterotic von Huxley gleichsetzen will. Dieser Deutung von Siebenrock kann ich jedoch nicht beistimmen. Wie schon erwähnt, ist sowohl das laterale Ende des Opisthoticum, wie die dorsale Ecke des Quadratum mit einem Knorpel versehen, und wenn ich auch mit Siebenrock diesen letzteren Knorpel als die Epiphyse des Quadratum ansehe, so muss ich doch hervorheben, dass es noch einen dritten Knorpel gibt, welcher zwischen den beiden und der hinteren Ecke des Squamosum eingeschaltet liegt. Er ist mit der knorpeligen Fortsetzung des ersten Zungenbeinbogens in Zusammenhang und hat mit der Epiphyse des Quadratum nichts zu thun. Meiner Ansicht nach, müsste dieser Knorpel (Fig. 6 *Pto*) wohl dem Pterotic Huxley's gleichgestellt und von der Epiphyse des Quadratum unterschieden werden. Im Uebrigen deckt das Quadratum die Ohrkapsel von der lateralen Seite her und grenzt vorn an die Columella und das Pterygoid unter Bildung von „Pterygo-Tympanic arch, Günther".

Das Tympanicum (Fig. 6, 8 *Ty*).

Quadrato-Jugale (Baur), Quadrato-Maxillare (Gaupp) ist, von der Seite betrachtet, ein dreieckiger Knochen, welcher zwischen Squamosum und Jugale inferius einerseits und dem Quadratum andererseits seine Lage hat und, wie oben erwähnt, mit dem letzteren den ovalen Ring und die sattelförmige Gelenkfläche mitbilden hilft.

Anhang: Stapes (Fig. 6, 8, 9 *St*)

ist ein schlanker keulenförmiger Knochen, welcher mit einer verbreiterten Basis die Fenestra ovalis von aussen her schliesst, während das laterale Ende, welches sich an das Quadratum anlehnt, mit einem kappenartigen Knorpel versehen, zum Theil an das Trommelfell, zum Theil an das proximale Ende des ersten Zungenbeines angeknüpft ist.

Das Squamosum (Fig. 6, 8 *Sq*)

Mastoid (Günther), Para-quadratum (Gaupp)

stellt eine länglich-rhombische Schuppe dar, welche dorsal mit dem hinteren Ende des Paritale zur Bildung des „Parieto-tympanic bars“ Günther und ventral mit demjenigen des Jugale inferius in Verbindung steht. Mit der vorderen Ecke stösst es an das Jugale superius, mit der hinteren an das Opisthoticum und weiter ventral an das Quadratum und Tympanicum an. Der Knochen begrenzt die Fossa temporalis von hinten und durch die Bildung der beiden Jochbögen auch von der Seite her.

Das Parietale (Günther, Siebenrock) (Fig. 6, 8 *Pa*) ist ein schmaler Knochen, dessen hinteres Ende hakenförmig lateralwärts gebogen ist. Es bildet die hintere Hälfte der Schädeldecke und ist an seinem vorderen Theil mit einem grossen ovalen Loch versehen, Foramen parietale, welches bekanntermaassen das Parietalorgan aufzunehmen bestimmt und nicht als Fontanelle zu deuten ist, wie es Günther gethan hat. Der Knochen grenzt vorne an das Frontale, lateral an das Postfrontale und Squamosum und ist ferner mit der membranösen Hirnkapsel verbunden, während die ventrale Fläche seiner hinteren Hälfte die vordere knorpelige Fortsetzung des Supra-occipitale aufnimmt.

Das Frontale (Günther) (Fig. 8 *Fr*)

ist ein langer spiessartiger Knochen, welcher in Verbindung mit dem anderseitigen die vordere Hälfte des Hirndaches bildet. Vorne ist es verbunden mit dem Nasale, lateralwärts mit Prae- und Postfrontale und hilft das Dach und den oberen Rand der Orbita bilden. Hinten ist es dann mit dem Parietale in Zusammenhang und dient mit der ventralen Fläche zur Anheftung der beiden divergirenden Platten des Interorbitalseptums.

Das Praefrontale (Günther) (Fig. 8 *Prf*)

bildet den oberen und vorderen Abschnitt des Orbitarandes, grenzt medial an den lateralen Rand des Frontale und Nasale, lateral abwärts an den Processus frontalis und den Körper des Oberkiefers, sowie an die vordere laterale Ecke des Palatinum; dadurch liefert es einerseits die mediale hintere Wandung des Canalis lacrymalis (Fig. 8 *Ty*) und deckt andererseits einen Theil der hinteren Fläche der Nasenkapsel *(Nk)* von der lateralen Seite her.

Das Postfrontale (Günther) (Fig. 8 *Pf*)

ist ein spitz-dreieckiger Knochen. Ueber dasselbe sagt Hoffmann (162) S. 580: „Postfrontale s. Orbitale posterius bildet den hinteren Rand der Orbita; nach hinten grenzt es an das Squamosum, nach vorn an das Jugale.“ Dieses Verhältniss ist aber bei der Hatteria durch das Auftreten des Jugale superius dermaassen modificirt, dass die mediale Seite des Knochens an das Frontale und Parietale grenzt und die hintere Seite theils mit dem Jugale superius verbunden ist, theils mit einem freien Rande die vordere Begrenzung der Fossa temporalis liefert, während die vordere freie Seite den hinteren oberen Abschnitt des Orbitalrandes bildet.

Das Jugale superius (Fig. 8 *J. s.*), Quadrato-Jugale (Stannius und Güther[1]), Postorbitale (Gaupp)

ist in drei Arme getheilt, von denen der obere sich mit dem Postfrontale und der hintere mit dem Squamosum verbindet, während

1) Günther bezeichnet es im Text auch als „a three branched bone“.

der untere mit dem Jugale inferius in Zusammenhang tritt. Es bildet einestheils den grössten Abschnitt der hinteren Orbitalwand, anderentheils die vordere Wand der Fossa temporalis. Durch die Verbindung mit dem Squamosum erzeugt es ferner den Arcus jugalis superior (the temporal bar, Günther) und dadurch zugleich auch die laterale Wandung der Fossa temporalis.

Das Jugale inferius, Zygomatic (Günther), Jugale (Cope) (Fig. 8 *J. i.*)

bildet einen querliegenden spitzen Winkel (>). Mit der vorderen Ecke stösst es an das hintere Ende des Maxillare superius und an das laterale des Transversum. Der schräg stehende kürzere Schenkel des spitzen Winkels legt sich an den ventralen Rand des Jugale superius an, während der horizontale stärkere weit nach hinten sich ausdehnt, mit dem Squamosum und Tympanicum in Berührung tritt und dadurch den Arcus jugalis inferior (the lower horizontal bar Günther) bildet. Nahe an seiner vorderen Ecke bemerkt man eine kleine Oeffnung, welche von der Orbita nach aussen führt und zum Durchtritt des N. subcutaneus malae aus dem II. Trigeminusast dient, Foramen zygomatico-temporale (*z. t.*).

Das Nasale (Günther) (Fig. 8 *N*)

stellt einen rhombischen Knochen dar, welcher vorn an das Praemaxillare und hinten an das Frontale und Praefrontale grenzt. In der Medianlinie berührt es den entsprechenden Knochen der anderen Seite, während es hinten mit dem Processus frontalis maxillaris superioris sich verbindet. Es bildet auch zum grossen Theil die dorsale Decke der Nasenhöhle.

Das Praemaxillare, Intermaxillary (Günther) (Fig. 8, 9 *Pm*)

ist ein meisselartiger Knochen. Die beiderseitigen Hälften stossen in der Mittellinie zusammen, grenzen lateralwärts an das Maxillare superius und Nasale und liefern dadurch die mediale Wandung und einen Theil der Decke der Nasenhöhle. Vorne trägt es je zwei grösste Zähne (Praemaxillarzähne).

Das Maxillare superius, Maxillary (Günther) (Fig. 8 *M*)

ist ein in die Länge gezogener Knochen. Mit dem vorderen Ende stösst es an das Praemaxillare und liefert zugleich die untere Begrenzung der Nasenhöhle. Nach hinten erstreckt es sich in Form einer horizontalen Spange und ist mit dem Jugale inferius verbunden; es berührt aber auch das Jugale superius und Transversum. Die mediale Seite tritt mit dem Jugale inferius Palatinum und dem unteren Ende des Praefrontale in Verbindung und bildet einen Theil des Bodens und des unteren Randes der Orbita. Am vorderen Drittel der ganzen Länge des Knochens erhebt sich ein kurzer aber breiter Fortsatz nach oben und kommt mit dem Nasale und Praefrontale in Berührung. Er heisst Processus frontalis (*fr*) und liefert mit seinem vorderen Rand die hintere Umgrenzung der Nasenhöhle und mit dem hinteren die vordere des Thränennasenganges. Der Körper des Maxillare superius ist ferner an der Aussenseite mit zahlreichen Oeffnungen (*f*) versehen, welche zum Austritt der Rami cutanei nervi alveolaris superioris dienen. Der ventrale Rand ist mit einer Reihe von grösseren und kleineren Zähnen versehen und begrenzt mit seinem vorderen Abschnitt die Choanenöffnung von der lateralen Seite her.

Der Vomer[1]) (Günther) (Fig. 9 *V*).

Die beiderseitigen Knochen treten mit ihren medialen Rändern in der Mittellinie des Mundhöhlendaches zusammen und bilden dadurch den vorderen Theil des letzteren. Jeder Vomer stellt in seiner Form ein längliches Dreieck dar, dessen vorderer spitzer Winkel nach der Schnauzenspitze sieht und an das Praemaxillare stösst, während die Basis des Dreieckes hinten mit dem Palatinum und Pterygoid in Verbindung tritt. Mit der lateralen, mässig concaven Seite bildet der Knochen die mediale Umgrenzung der Choanenöffnung (*ch*). Hier erhebt sich dorsalwärts ein kleiner hakenförmiger Fortsatz, an welchem ein kleiner halbkreisförmiger Knochen bindegewebig angebunden ist. Dieser Knochen ruht zum

1) Ueber die Vomer-Bezahnung siehe meine Eingangs erwähnte Arbeit: „Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata."

anderen Theile auf dem Maxillare superius und hilft den Boden der Nasenhöhle mitbilden. Ich bin geneigt, den betreffenden Knochen als Turbinale zu deuten.

Das Palatinum (Günther) (Fig. 9 *Pal*).

ist ein länglich viereckiger platter Knochen. Er liegt zwischen dem Vomer und dem Pterygoid einerseits und dem Maxillare superius andererseits und hilft die hintere Umgrenzung der Choanenöffnung bilden. Am lateralen Rande trägt er eine Reihe von Zähnen und verbindet sich nach hinten, stielartig ausgezogen, mit dem Transversum und Pterygoid. An dieser Ecke findet man eine kleine Oeffnung Foramen palatinum *(pal)*.

Das Tranversum, Ectopterygoid (Günther) (Fig. 8, 9 *Tr*).

ist ein kleiner Knochen, welcher am hinteren Ende des Munddaches quer hinüberzieht und die Verbindung des Palatinum und des Pterygoids einerseits und des Jugale inferius und des Maxillare superius anderseits vermittelt. Etwa von seiner Mitte schickt er einen absteigenden Fortsatz aus, welcher sich mit dem Pterygoid verbindet. Derselbe dürfte nicht dem Pterygoid zugerechnet werden; denn er hängt mit dem Tranversum ohne jede Spur einer Naht fest zusammen, während eine solche zwischen ihm und dem Pterygoid deutlich nachweisbar ist.

Das Pterygoid (Günther) (Fig. 8, 9 *Pt*).

stellt einen verhältnissmässig grossen Knochen dar, welcher in einen hinteren soliden Stiel und zwei vordere schwächere Fortsätze zerfällt.

Der eine Fortsatz liegt medial und sieht wie ein lanzettförmiges Blatt aus. Vorne stösst er an den Vomer und lateralwärts an das Palatinum, während er medialwärts mit dem Gegenstück der anderen Seite in der Medianlinie des Mundhöhlendaches zusammentrifft. Der zweite viel kleinere Fortsatz ist lateralwärts gerichtet und verbindet sich mit dem Processus descendens des Transversum. Der solide Stiel *(Pt')* des Pterygoides verlängert sich nach hinten und stösst an die Columella und das Quadratum sowie an den Processus pterygoideus des Basisphenoids. Die Uebergangsstelle des Stieles in den medialen blattförmigen

Fortsatz des Pterygoids weist an dem medialen Rand einen halbmondförmigen Ausschnitt auf, welcher mit demjenigen der anderen Seite eine birnförmige Lücke Incisura pyriformis einschliesst. Hier hat das Dach der Mundhöhle also einen Defect, durch welchen man direct das Parasphenoid sieht.

Das Septum interorbitale (Fig. 8 *Sep*).

lässt sich schwer beschreiben. Es stellt eine etwa quadratische Platte dar, welche sich dorsal in zwei Lamellen spaltet und sich an die ventrale Fläche des Frontale anlegt, um so einen grossen Kanal für den Olfactorius zu bilden. Ventral endet es mit einem verdickten Rand und ist durch das Parasphenoid sowie dessen vordere Fortsetzung verstärkt. Nach vorne setzt sich das Septum interorbitale in das Septum narium continuirlich fort; nach hinten dagegen hängt es mit der membranösen Hirnkapsel zusammen. Es ist fast vollständig knorpelig. Am vorderen Ende des Knorpels, direkt hinter der Nasenkapsel entspringen die beiden Musculi obliqui und vor dem Ursprung des Obliquus superior bleibt eine Oeffnung, Foramen ethmoidale, durch welche der N. nasalis trigemini in die Nasenhöhle eintritt. Nahe am hinteren Rande des knorpeligen Septums ist eine membranöse Stelle bemerkbar, hinter welcher sich dann der Ursprung des M. rectus medialis befindet.

Die laterale Hirnkapsel (Fig. 8)

ist etwa zur Hälfte membranös. In ihr ist ein Knorpel in Form eines schräg gestellten ***H*** eingelagert; die beiden Schenkel oberhalb des Querbalkens sind mit dem Interorbitalknorpel verbunden, während der vordere Schenkel (d. h. der gegen die Mundspitze zu liegende) unterhalb des Querbalkens mit dem Praesphenoid und der hintere mit dem Basisphenoid in Zusammenhang steht. Durch diese Verbindung entstehen hier zwischen den Knorpeln drei membranöse Stellen. Die eine liegt zwischen den beiden oberen Schenkeln des ***H***-Knorpels und dem hinteren Rand des Interorbitalknorpels, während die zweite zwischen dem letzteren und dem vorderen unteren Schenkel und die dritte zwischen den beiden unteren ***H***-Schenkeln ihren Sitz hat. In der zweiten findet man eine grosse Oeffnung *(Op)* für den N. opticus und in der dritten von oben nach unten jeweils eine solche für den N. tro-

chlearis und den N. oculomotorius sowie für ein Blutgefäss, welches den Sinus cavernosus mit den Blutgefässen an der Schädelbasis in Communication setzt. Auch der Abducens erscheint an dieser Stelle. Der hintere Schenkel des *H*-Knorpels ist aussen von der Columella *(Col)* überdeckt und zwischen diesen beiden Gebilden laufen der erste Trigeminusast und der Ram. palatinus facialis nach vorn. Hinter der Columella und vor dem Prooticum ist wieder eine membranöse Stelle *(inc)* zu finden, welche die übrige grössere Portion des Trigeminus austreten lässt.

Die Deutung des knorpeligen Interorbitalseptums wie des *H*-Knorpels der lateralen Hirnkapsel ist noch nicht ermittelt; mit Rücksicht auf die Lage sowie auf die Beziehungen zu den Weichtheilen, vor allem zu den Nerven könnte man wohl das erstere dem Ethmoid zurechnen und im letzteren die Elemente des Orbito- und Alisphenoid erblicken.

Was nun endlich die Columella *(Col)* (Günther) betrifft, so stellt sie bei der Hatteria einen flachen hantelförmigen Knochen dar, dessen oberes verbreitertes Ende in der membranösen Hirnkapsel zum Theil frei endet, zum Theil mit einem querlaufenden Fortsatz des oberen *H*-Schenkels verbunden ist, während das basale direkt mit der Masse des Pterygoid und mittelst eines Zwischenknorpels auch mit dem Quadratum zusammenhängt. Die Morphologie dieses Knochens ist noch nicht festgestellt. Baur[1] glaubt, in ihm das Alisphenoid zu finden. Aus dem Verhalten zu dem hinteren Schenkel des oben genannten *H*-Knorpels sowie zu den an ihm vorbeiziehenden Nerven nehme ich auch an, dass er zum Alisphenoid wenigstens in einer nahen Beziehung steht.

Betrachtung des Schädels als Ganzes (Fig. 6, 8).

Der Schädel besitzt ungefähr die Form einer nach vorn zugespitzten Pyramide. Die der Basis entsprechende Occipitalgegend ist durch das grosse Foramen occipitale (Fig. 6 *F*), an dessen Bildung drei Arten der Occipitalia gleichmässig sich betheiligen, charakterisirt. Der ventrale Umfang des Foramen occipitale ist zum unpaaren Condylus occipitalis verdickt und dieser articulirt mittelst einer elliptischen Gelenkfläche mit

1) Zoolog. Anz. Nr. 246, 1886.

dem ersten Halswirbel. Der Condylus wird zum grossen Theil durch das Basioccipitale (*Bo*) und zum kleineren durch die beiden Pleuroccipitalia (*Pl*) gebildet. An dem lateralen Umfang des Foramen occiptitale liegen die beiden Pleuroccipitalia und lateral daran schliessen sich die Opisthotica (*Op*), welche mit ihrem überknorpelten Ende lateralwärts an das Squamosum (*Sq*) und Quadratum (*Q*) grenzen. Ueber dem Foramen occipitale hat das Supraoccipitale (*So*) seinen Sitz und vor diesem kommen die paarigen Parietalia (*P*), welche mit ihren lateralwärts gebogenen hinteren Enden auch mit dem Sqamosum sich verbinden, während sie nach vorn mit der Frontalia (Fig. 8 *Fr*) und der Postfrontalia (*Pf*) zusammenstossen. Mit den Frontalia bilden sie dann die dorsale Schädelwand mit dem grossen unpaaren Foramen parietale. Nach vorn von den Frontalia liegen die beiderseitigen Nasalia (*N*) und vor diesen die Spitze der Pyramide bildenden Praemaxillaria (*Pm*). Lateral und etwas nach vorn von den Frontalia sieht man die Praefrontalia (*Prf*), welche einerseits den vorderen oberen Orbitalrand bilden helfen und andererseits den Canalis lacrymalis (*Ig*) von der hinteren und medialen Seite her begrenzen.

Seitlich im Bereich des hinteren Schädelabschnittes liegt das grosse Squamosum (*Sq*), welches hinten mit dem Opisthoticum (*Op*), Quadratum (*Q*) und Tympanicum (*Ty*), nach vorn aber mit dem Jugale superius (*J. s.*) und inferius (*J. i.*) sich verbindet und durch Bildung des Arcus jugalis superior und inferior die Fossa temporalis umgrenzen hilft. Das Jugale superius stösst dorsal an das Postfrontale und das Jugale inferius an das Maxillare superius (*M*) an, wodurch der hintere Orbitalrand gebildet wird. Von dem Jugale inferius erstreckt sich das Maxillare superius nach vorn, um das Praemaxillare (*Pm*) zu erreichen und somit der Orbita, dem Canalis lacrymalis, sowie der Nasenhöhle theilweise als Boden resp. als unterer Rand zu dienen. Das Maxillare superius bildet ferner durch seinen Processus frontalis (*fr*) die vordere Wand des Thränennasenkanals und die hintere Wand des vorderen Nasenhöhleneingangs.

Fossa temporalis (Fig. 8).

So nenne ich den Raum, welcher nach vorn durch das Postfrontale (*Pf*), beide Jugalia (*J. s.*, *J. i.*) sowie durch das Pterygoid (*Pt*) und das Transversum (*Tr*) nach hinten durch das Squamosum (*Sq*) und Quadratum (*Q*), lateral durch die beiden Jochbögen begrenzt wird und welche medianwärts von der Schädelwand mit der Columella (*Col*), sowie einem Theil der Gehörkapsel, ferner vom Pterygoid (*Pt'*) und dem Quadratum begrenzt wird. Der ganze Raum ist von den Kaumuskeln eingenommen, communicirt nach vorn mit der Augenhöhle und geht nach hinten durch das Foramen Parieto-quadratum, Cope (*P. q.*) in die Regio occipitalis über. Lateral findet man zwei quadratische Fenster, von denen das eine oberhalb des Arcus jugalis superior liegt und von ihm sowie vom Squamosum, Parietale und Postfrontale begrenzt wird, während das andere zwischen den beiden Arcus jugales erscheint.

Die mediale Wand der Fossa temporalis ist schon oben bei der lateralen Hirnkapsel zum grössten Theil erwähnt. Hinter letzterer stösst man an die höckerige Gehörkapsel (*Pro*), welche durch eine Spalte von dem ventral liegenden Quadratum getrennt ist. In der betreffenden Spalte liegen der Hauptstamm des Facialis und der obere Theil des Plexus pharyngeus, welchen ich schlechthin als Plexus tympanicus bezeichnen will, und durch die Spalte steigt die Art. temporalis mit dem sie begleitenden sympathischen Nerven nach vorn und aufwärts empor.

Die dorsale Gehörkapsel (Fig. 7)

wird wesentlich vom Prooticum (*Pro*), Supraoccipitale (*So*), Opisthoticum (*Op*) gebildet und zum kleinsten Theile auch vom Pleuroccipitale (*Pl*). Die drei erstgenannten Knochen nehmen aber gleichen Antheil an der Bildung der Kapsel, werden durch eine dreistrahlige (Y) Naht von einander getrennt, und zwar so, dass das Supraoccipitale dorsal liegt, während das Prooticum vorn ventral und das Opisthoticum hinten ventral ihren Sitz haben. Den Nähten zum Verwechseln ähnlich sind die Stellen, welche den drei Bogengängen entsprechen und papierartig transparent erscheinen. Das von Baur (19) erwähnte Epioticum, lässt sich nicht finden. Es versteht sich von selbst, dass ein

durch die durchscheinenden Bogengänge begrenztes Knochenstück nicht für ein solches Gebilde gehalten werden darf.

Die Augenhöhle (Fig. 8)

ist nach hinten durch das Postfrontale (*Pf*) und Jugale superius (*J. s.*) von der Temporalgrube abgegrenzt und stösst vorn an die Nasenkapsel (*Nk*). Die mediale Wand wird zum grössten Theil vom Septum interorbitale (*Sep*) und zum kleineren auch vom vorderen Abschnitt der Hirnkapsel gebildet. Die Einzelheiten sind oben in den betreffenden Abschnitten geschildert; es bleibt nur noch über die Ursprünge der Augenmuskeln Einiges nachzutragen. An der Basis des vorderen Schenkels des *H*-Knorpels nämlich ist die Ursprungsstelle des Rectus superior sichtbar, an welche sich weiter abwärts bis zur Basis der Columella hin diejenige des Rectus inferior und lateralis sowie des Retractor bulbi anschliessen. Der Boden der Augenhöhle besteht wesentlich aus dem Vomer und Palatinum, wird aber zum kleineren Theil auch vom Maxillare superius (*M*), Jugale inferius (*J. i.*) sowie vom Pterygoid (*Pt*) und Transversum (*Tr*) ergänzt. Am hinteren Abschnitt des Palatinum erkennt man eine kleine trichterförmige Grube, Fossa palatina, welche das Ganglion palatinum aufnimmt und durch den kleinen Canalis palatinus (Fig. 9 *pal*) abwärts in die Mundhöhle führt. Weiter lateral im Gebiet des Jugale inferius findet sich eine kleine Oeffnung (*z. t.*) für den N. subcutaneus malae, vor dieser am hinteren Ende des infraorbitalen Abschnittes vom Maxillare superius eine solche für den N. alveolaris superior posterior und ganz vorn an der Basis des Praefrontale eine grössere für den N. infraorbitalis. Etwa in der Mitte des Palatinum sind ferner zwei ganz kleine Foramina für die Rami dentales palatini zu sehen, und endlich am vorderen medialen Winkel des Infraorbitalbodens zwischen der Nasenkapsel und dem vorderen Ende des Palatinum ein grösseres für den N. palatinus. Die vordere Wand der Orbita wird durch die Nasenkapsel (*Nk*) und das Praefrontale (*Prf*) gebildet, an dessen Basis der Thränenkanal (*Tg*) sich öffnet. Das Praefrontale ergänzt mit seinem dorsalen Theil das Dach und den oberen Orbitalrand, welche beide im übrigen vom Frontale (*Fr*) und Postfrontale (*Pf*) gebildet werden.

Die Nasenhöhle (Fig. 8, 9).

Die beiderseitigen Nasenhöhlen sind durch das Septum narium, die vordere Fortsetzung des Septum interorbitale vollständig von einander getrennt. Eine jede wird vom Nasale (*N*) und Praefrontale (*Prf*) überdacht und schliesst sich nach hinten gegen die Augenhöhle durch die knorpelige Kapsel (*NK*) und einen Theil des Praefrontale ab. Der Boden wird zum Theil vom Vomer (Fig. 9 *V*) gebildet, zum Theil in eine langelliptische Oeffnung, die Choane (*Ch*), verwandelt, welche dann vom Praemaxillare, Maxillare sowie vom Palatinum und Vomer umgrenzt wird. Die äussere Oeffnung (*NH*) der Nasenhöhle ist oval und wird vorn vom Praemaxillare, oben vom Nasale sowie unten und hinten vom Körper und dem Processus frontalis des Oberkiefers umgeben.

Die Schädelhöhle.

Der relativ kleine Schädelraum wird dorsal vom Supraoccipitale, Parietale sowie Frontale überdacht. Als Boden dienen das Basioccipitale, Basisphenoid und Praesphenoid, welche alle nach innen gegen den Schädelraum concav sind. Zwischen Basioccipitale und Basisphenoid sieht man die Fossa cochlearis. An der vorderen lateralen Ecke des Basisphenoid findet man eine kleine Oeffnung für den Abducens, etwas medial und vorn an der Grenze zwischen Basisphenoid und Praephenoid eine etwas grössere für die Communication des Sinus cavernosus nach aussen und weiter vorn im Gebiet des Präsphenoid die schmale Fossa hypophysea. Die laterale Wand der Schädelhöhle wird in der hinteren Hälfte vom Pleuroccipitale, von der knorpeligen Ohrkapsel sowie vom Supraoccipitale und Prooticum gebildet, während die vordere Hälfte aus jener fibrösen Membran mit dem schon öfter genannten *H*-Knorpel besteht. Im Gebiet des Pleuroccipitale liegen die beiden Foramina hypoglossa und vor diesen zwischen dem eben genannten Knochen und dem Basioccipitale sowie der knorpeligen Ohrkapsel das Foramen jugulare Siebenrock. An der knorpeligen Ohrkapsel findet sich eine grössere Oeffnung für den hinteren Ast des N. acusticus und vor dieser, im Gebiet des Prooticum, eine solche für den vorderen Ast des genannten Nerven. Dorsal davon an der Grenze gegen das Supraoccipitale ist eine viel kleinere Oeff-

nung vorhanden, welche in das Labyrinth hinabführt, Aquaeductus vestibuli. In der Incisura otosphenoidea findet man die Austrittsöffnung des Trigeminus, weiter vorn zwischen den beiden Schenkeln des *H*-Knorpels diejenige für den Trochlearis, Oculomotorius und ganz vorn das Foramen opticum. Die Schädelhöhle setzt sich nach vorn in den Canalis olfactorius fort, welcher, wie bereits geschildert wurde, von den beiden Lamellen des Interorbitalseptums und vom Frontale begrenzt wird, weiterhin dann die Nasenkapsel erreicht und hier mit einer Erweiterung endet.

Ventrale Fläche des Schädels (Fig. 9).

Zu hinterst bemerkt man das Basioccipitale (*Bo*) mit seinem unpaaren Gelenkkopf, vor diesem zwei kleinere seitliche Fortsätze, an welche die beiden hinteren flügelartigen Fortsätze des Parasphenoid zur Bildung der Tuberculа spheno-occipitalia Siebenrock (*Sph. oc.*) sich anlegen. Das Parasphenoid (*Pasph*) deckt den mittleren Theil der ventralen Fläche des Basisphenoid (*Bsph*) und verlängert sich entlang dem ventralen Rande des knorpeligen Praesphenoids spiessartig nach vorn, bis es mit einem Faserstreifen das Nasenseptum erreicht. Am Uebergang der verbreiterten Basis in die spiessartige Verlängerung des Parasphenoids ragen die beiderseitigen Processus pterygoidei (*pt*) des Basisphenoid hervor, um sich mit dem hinteren verdickten Abschnitt des Pterygoids (*Pt'*) zu vereinigen. An den Seiten des Basioccipitale sieht man das Opisthoticum, vor diesem die knorpelige Ohrkapsel (*Ohr*) mit dem lateralwärts sich erstreckenden Stapes (*St*) und weiter lateral, durch eine kleine Spalte getrennt, das Quadratum (*Q*). Die Spalte lässt den N. facialis und mit ihm die Fasern des Plexus tympanicus sowie die Arteria temporalis durchtreten. Das Quadratum ist vorn an das Pterygoid (*Pt'*) und die Columella geknüpft und weist hinten eine sattelförmige Gelenkfläche für den Unterkiefer auf. Vor demselben liegt das Tympanicum (*Ty*), welches sich nach vorn mit dem Jugale inferius (*J. i.*) in Verbindung setzt und den Arcus jugalis inferior bildet. Das Jugale inferius stösst nach vorn an das Maxillare superius (*M*) und dieses an das Praemaxillare (*Pm*), welch beide Knochen mit ihren bezahnten Rändern die laterale und vordere Umwallung des Mundhöhlendaches

liefern. Die ganze Länge des Quadratum und des Arcus jugalis inferior schliesst von hinten und lateral eine Lücke ein, welche durch das vorn und medial liegende Transversum (*Tr*) und das Pterygoid (*Pt*) zu einem grossen Loch ergänzt wird. Vom vorderen Rand desselben ragen der Processus descendens des Transversum und das Pterygoid hinten abwärts hervor und verleihen dem Loch, welches gänzlich von den Kaumuskeln eingenommen wird, eine herzförmige Gestalt.

Vor dem vorderen Ende des Quadratum liegt das Pterygoid, und von diesem gehen dann das Palatinum (*Pal*) und der Vomer (*V*) nach vorn. Das erstere nimmt seine Lage lateral vom Vomer und Pterygoid. Sein hinteres Ende begrenzt mit dem Transversum eine kleine dreieckige Oeffnung, welche durch eine derbfaserige Membran verschlossen ist. Medial davon existirt noch eine kleinere Oeffnung, Foramen palatinum (*pal*). Nach vorn erreicht das Palatinum die Choane (*Ch*) und bildet deren hinteren Abschnitt, lateralwärts sieht es dann mit dem bezahnten Rand gegen das Maxillare superius, wird aber von diesem mit Ausnahme seines vorderen kleinen Abschnittes durch eine schmale, von der Mundschleimhaut ausgefüllte Spalte getrennt. Das Pterygoid weist am medialen Rande einen seichten Ausschnitt (*py*) auf, welcher mit seinem Gegenstück eine längliche, spindelförmige, nach hinten offene Lücke erzeugt. Letztere entspricht ungefähr der Stelle, wo bei den höheren Thieren die Choanen münden, ist aber vollständig membranös verschlossen und lässt keine nähere Beziehung zur Nasenhöhle erkennen. Der Vomer liegt weiter nach vorne als das Palatinum und das Pterygoid und grenzt an den hinteren Rand des Praemaxillare, mit welchem es die vordere sowie den grösseren Abschnitt der medialen Circumferenz der Choane bildet. Die letztere mündet ganz vorn am Munddach. Dieses Verhalten weist darauf hin, dass sich die Hatteria mehr an die Amphibien anschliesst als an die Schildkröten und Crocodile, bei denen bekanntermaassen unter starker Entfaltung eines harten Gaumens die Choanenöffnungen weit nach hinten gerückt sind.

Zur Morphologie der Schläfengegend.

In seiner ausführlichen Abhandlung über die Morphologie der Schläfengegend hat Gaupp (116) auch den Schädel der

Hatteria mit in Betracht gezogen und das Vorkommen eines Squamosum bei diesem Thier in Abrede gestellt. Der von den früheren Autoren dafür gehaltene Knochen entspricht nach Gaupp also einem von ihm so genannten Paraquadratum und das Quadrato-Jugale Aut. wird von ihm mit Quadrato-maxillare bezeichnet und dem gleich benannten Knochen der Anuren homolog gehalten. Um etwaigen Missverständnissen vorzubeugen, gebe ich seine Worte hier wieder (S. 107): „Was zunächst den ersterwähnten Knochen (= Squamosum) anlangt, so glaube ich, in demselben ein Paraquadratum sehen zu müssen, indem sich gewisse Eigenheiten des Paraquadratums der Schildkröten und Saurier combinirt vorfinden. Wie bei den Schildkröten, deckt es auch bei Hatteria das mit dem Schädel unbeweglich verbundene Quadratum in grosser Ausdehnung; als Saurier-Eigenthümlichkeit ist dagegen seine Verbindung mit dem Parietale, analog der bei Uromastix und den Chamaeleonen, und die dadurch zu erklärende Verdrängung des Squamosums zu bezeichnen. Wo das letztere bei Hatteria zu suchen ist, ist im Augenblick noch nicht zu sagen . . . . . Dass aber überhaupt eine Deutung in diesem Sinne zu erfolgen hat, und nicht in jenem Deckknochen ein Squamosum zu sehen ist, folgt mit ziemlicher Sicherheit aus der sonstigen Organisation der Hatteria, die dieses Reptil (vor allem durch den Besitz der Columella) den Lacertiliern näher stellt, als den übrigen jetzt lebenden Ordnungen . . . . .“

Mit dieser Auffassung Gaupp's kann ich leider nicht übereinstimmen. Was zunächst denjenigen Knochen anbetrifft, den ich Squamosum genannt habe, so geht er dorsal mit dem Parietale eine innige Verbindung ein, und berührt ventralwärts auch den dorsalen Theil des Quadratums, wird aber im übrigen durch das von mir so genannte Tympanicum (= das Quadrato-Maxillare Gaupp) vom ersteren getrennt. Zwar liegt der betreffende Knochen dorsalwärts vom Quadratum, sein grösserer Theil ist aber durch einen sehr weiten Raum von diesem getrennt, so dass man nicht gut sagen kann, dass er das Quadratum in grosser Ausdehnung deckt, wie Gaupp angegeben hat. Ausserdem liegt er an der Grenze zwischen der Occipital- und Temporalgegend und dient hinten zum Ursprung des M. parieto-mandibularis und vorn zu demjenigen des M. Tem-

poro-massetericus. Die zum Kopf gehenden Nerven und Gefässe liegen ventral von ihm und dorsal vom Quadratum. Ein solcher Knochen könnte schwerlich für das Paraquadratum Gaupp's gehalten werden, und um so mehr, wenn das letztere nach der Ansicht des genannten Forschers wahrscheinlich das Tympanicum der Säuger vertreten sollte. Ich möchte also den betreffenden Knochen für ein Squamosum erklären. Auch Baur (37), der wohl die starke Reduction des Squamosum bei den Squamata anerkennt, leugnet sein Vorkommen bei der Hatteria keineswegs.

Entspräche also das Paraquadratum Gaupp's in Wirklichkeit dem Squamosum, so würde es sich fragen, wo der dem ersteren entsprechende Knochen zu suchen ist. Als solches dürfte meiner Ansicht nach das Quadrato-Jugale Baur oder das Quadrato-Maxillare Gaupp in Anspruch genommen werden. Schon Baur (37) hebt hervor, dass die von Gaupp betonte Verbindung des genannten Knochens mit dem Maxillare nichts mit der Frage, ob es ein Quadrato-Jugale (d. h. Paraquadratum im Sinne Gaupp's) oder Quadrato-Maxillare (= das Quadrato-Maxillare der Anuren) sei, zu thun habe, weil eine Verbindung des Quadrato-Jugale Aut. (Paraquadratum Gaupp) mit dem Maxillare ausser bei Scaphognath (Pterosauria) auch bei den Vertretern der 4 Familien der Schildkröten vorkomme. Ich möchte auch noch hervorheben, dass speciell bei der Hatteria der betreffende Knochen nicht bloss die einfache Verbindungsbrücke zwischen Quadratum und Maxillare darstellt, sondern dass er auch, wie oben zum Theil erwähnt, mit seiner Spitze zwischen Quadratum und Squamosum eindringt und diese beiden Knochen an ihrer ventralen Hälfte von einander getrennt hält, so dass die Verbindung zwischen Quadratum und Maxillare eher eine untergeordnete Rolle zu spielen scheint. Dazu kommt noch, dass er für die Membrana tympani eine wesentliche Anheftungsstelle gewährt. Bei dieser Sachlage wird man, meine ich, kaum fehlgehen, wenn man in dem genannten Knochen das Homologon des Tympanicum der Säuger erblicken wollte. Man braucht sich nur eine starke Reduction des Quadratums und eine gleichzeitige Lageveränderung desselben

sowie des genannten Knochens (Tympanicum) medianwärts gegen die Gehörkapsel vorzustellen, so kommt das bekannte Verhalten bei den Säugern von selbst zu Stande. Alsdann müsste die von Gaupp für den betreffenden Knochen vorgeschlagene Bezeichnung „Quadrato-Maxillare" fallen gelassen und an deren Stelle „Paraquadratum" gesetzt werden, wenn dasselbe dem Tympanicium der Säuger vollständig gleich sein sollte. Ich möchte aber schlechtweg vom Tympanicum reden und komme somit zu der Behauptung, dass bei der Hatteria sowohl das Squamosum als auch das Tympanicum vorkommt, das Quadrato-Maxillare im Sinne Gaupp's aber fehlt.

Es fragt sich nun, ob ich mit dieser Behauptung auch der Beziehung der Hatteria zu den Lacertiliern und Amphibien gerecht werden kann, denn Gaupp sagt (S. 108): „Wollte man aber in dem grossen Deckknochen bei Hatteria (damit das Squamosum gemeint) statt eines Paraquadratums ein Squamosum sehen, wie es bei den Crocodilen in ähnlicher Beziehung zum oberen Jochbogen vorhanden ist, so würde dies die Herleitung des Lacertilier-Schädels aus dem einer Hatteria-ähnlichen Form direct zur Unmöglichkeit machen, und damit Alles, was bisher über die Verwandtschaft der Reptilien unter einander ermittelt ist, erheblich alteriren, zugleich auch als ein einziges Beispiel für ein starkes Uebergreifen des Squamosum auf das Quadratum da stehen."

Gaupp legte zur Betrachtung der Schläfengegend drei Knochen, welche er 1. als Squamosum, definirbar als Belegknochen des äusseren Ohrkapsel-Umfanges, 2. als Paraquadratum, definirbar als Belegknochen auf der Aussenfläche des Quadratums und 3. als Quadrato-Maxillare, die knöcherne Brücke zwischen dem Gelenkende des Quadratums und dem Maxillare bezeichnet, zu Grunde. Offenbar scheint ein embryologischer Befund bei einer Froschlarve ihn veranlasst zu haben, einen neuen Knochennamen, „Paraquadratum" in die vergleichende Osteologie einzuführen.

Wir finden aber bei den meisten recenten Wirbelthiertypen, von Amphibien an bis zu den Säugern, in der Schläfengegend nur zwei Knochen; wenigstens hat Gaupp selbst keine recente

Thierform angegeben, bei welcher alle drei von ihm genannten Knochen nachweisbar wären. So fehlt bei Anuren und Hatteria das Squamosum, bei den Vögeln das Paraquadratum und bei den Reptilien und Säugern das Quadrato-Maxillare. Es will mir deswegen naturgemässer erscheinen, dass man an zwei Knochen in der Schläfengegend festhält und sie bei den einzelnen Wirbelthieren vergleicht, und ich sehe auch keine Schwierigkeiten, wenn man bei all den genannten Thieren den einen dorsal liegenden Knochen, welcher zu der Ohrkapsel und dem Schädel eine Beziehung hat, als Squamosum und den zweiten, ventralen, mehr dem Quadratum angehörenden als Tympanicum bezeichnet.

Durch diese Betrachtungsweise bleibt nicht nur die Verwandtschaft der Hatteria zu den Lacertiliern erhalten, sondern es können auch die Schädel sämmtlicher Wirbelthierreihen auf einen gemeinsamen Bauplan zurückgeführt werden. Einen als Paraquadratum anzuführenden Knochen braucht man dann nirgends mehr zu suchen; ja ich möchte noch die Frage stellen, ob diejenigen Knochen, welche Gaupp beim Frosch als Quadrato-Maxillare und Paraquadratum erklärt, vielleicht anders gedeutet werden können?

Was zunächst das Quadrato-maxillare anlangt, so sei vor allem erwähnt, dass die Verbindung des betreffenden Knochens mit dem Oberkiefer, welche nach Gaupp ein wichtiges Merkmal des Quadrato-maxillare sein soll, secundärer Natur ist, und dass er vielmehr mit dem Quadratum eine innige Verbindung eingeht, indem sein hinteres Ende in das Perichondrium des Quadratums übergeht, auf das dann später auch die Verknöcherung sich fortsetzt. Dies würde auch an die Angabe Hertwig's[1]) erinnern, wonach das Tympanicum der Säuger im Bindegewebe nach aussen von dem Hammer und dem Meckel'schen Knorpel entstehen soll.

Wenn nun in dem Quadrato-maxillare der Anuren ein Homologon des Tympanicum gefunden wäre, so müsste der als Paraquadratum bezeichnete Knochen dieses Thieres anders gedeutet werden. Meiner Ansicht nach dürfte er dann wohl als Squamosum angesehen werden. Dafür spricht die nähere Beziehung zur

1) Hertwig, Lehrbuch der Entw.-Geschichte des Menschen und der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1888.

Ohrkapsel sowie zur Schädelwand, ferner zum Jochbogen mittelst des Processus zygomaticus, Gaupp. Auch sei erwähnt, dass die Fortsetzung seiner Verknöcherung nach vorn und abwärts in einen Zug verdichteten Gewebes übergeht, welches an der äusseren Seite der Kaumuskeln liegt. Der einzige Punkt, der anscheinend gegen die genannte Behauptung spricht, ist der, dass der Knochen zum Quadratum in einer innigen Beziehung steht, so dass sein ventrales Ende mit diesem am Gelenktheil desselben vereinigt ist. Dass das Squamosum weit herabreicht, ist aber keine seltene Erscheinung. Wie wir oben gesehen haben, ist es bei der Hatteria der Fall, und auch bei dem Crocodilschädel bleibt das ähnliche Verhalten bestehen, sodass man sich den directen Uebergang der Formen von den Anuren zu der Hatteria und zu den Crocodilen vorstellen könnte.

Mittelst meiner oben erwähnten Annahme wird auch die Bildung des Jochbogens auf ein einheitliches Princip zurückgeführt und dem Verständniss leichter zugänglich gemacht.

Gaupp unterscheidet in Bezug auf die Schädelform drei Typen, welche sich als stegocrotaph d. h. mit bedeckten Schläfen, zygocrotaph, mit Jochbogen, und gymnocrotaph mit ganz freien Schläfen bezeichnen lassen. Von diesen drei soll der erste als der primitive gelten, aus welchem dann alle anderen sich herleiten lassen. Die zygocrotaphen Schädel, mit welchen wir uns hier speciell beschäftigen, entständen dadurch, dass die knöchernen Elemente an Ausdehnung und auch an Zahl reducirt würden. So sollen zunächst die dizygocrotaphen entstehen, welche den Crocodilen, Rynchocephalen und manchen fossilen Reptilien zukommen und durch die Reduction des einen oder des andern Bogens, dann die monozygocrotaphen Schädel hervorgerufen werden. So besässen die Anuren und Vögel monozygocrotaphe Schädel mit nur einem unteren Bogen, während bei manchen Tritonen, den meisten Schildkröten, Sauriern und Säugern die Monozygocrotaphie mit nur einem oberen Bogen nachweisbar wäre.

Auch Baur geht bezüglich des Jochbogens von den ältesten Amphibien, den Stegocephalen aus, denkt aber über den Entstehungsmodus desselben insofern anders, als er sowohl den einfachen wie auch den zweifachen Jochbogen jeden für sich aus einer primitiven Form hervorgehen lässt. So bleibt

der Bogen in einem Falle einfach, verschmälert sich aber mehr und mehr und kann selbst reducirt werden. Demnach entspricht diese Art des Bogens, welche bei Testudinaten, Mammalien u. a. vorkommt, dem ganzen Knochencomplex der Stegocephalen. Im zweiten Fall bekommt der Bogen eine Oeffnung und differenzirt sich auf diese Weise in einen oberen und einen unteren, wie bei Crocodilen, Rhynchocephalen.

Man kann nicht entscheiden, wer von Beiden Recht hat, ich möchte aber mit Baur, an den auch Cope (66) sich anschliesst, annehmen, dass der einfache Bogen der Säuger dem ganzen Knochencomplex der Stegocephalen und, was Hatteria betrifft, den beiden Bögen entspricht, ohne dass also der einfache Bogen, wie Gaupp annimmt, durch die Reduction des einen oder anderen Bogens entsteht. Gaupp hebt hervor, dass die Thatsache, dass der obere Jochbogen der Crocodile und der Jochbogen der Säuger an das Squamosum befestigt ist, zur Annahme berechtige, die beiden Gebilde für homolog zu halten, weil da, wo überhaupt ein zweiter Bogen besteht, derselbe stets zwischen dem Maxillare und dem Quadratum ausgespannt sei. Dies trifft aber bei der Hatteria nicht ganz zu. Sowohl der obere als der untere Bogen ist hinten mit dem Squamosum verbunden, obwohl die Betheilung des Tympanicum (oder Quadrato-maxillare v. Gaupp) freilich nicht ausgeschlossen ist, insofern nämlich, als dieses mit seinem vorderen Theil einen hinteren Abschnitt des Jugale erreicht und eine Brücke formirt. Eine andere Stütze für das letztere wird aber dem Squamosum übertragen. Ob diese Verlagerung des unteren Bogens eine secundäre ist, ob also die Annahme erlaubt ist, dass der Bogen ursprünglich wie bei Anuren und Vögeln zwischen Tympanicum resp. Quadrato-maxillare einer- und Jugale resp. Maxillare andrerseits sich erstreckte, mag dahin gestellt bleiben. Jedenfalls dürfte man aber den unteren und nicht den oberen Bogen mit dem Jochbogen der Säuger parallelisiren, ja Gaupp selbst bemerkt, dass die Lage des unteren Bogens mehr dem Verhalten der Säuger ähnele. Von Wichtigkeit erscheint mir auch der Umstand, dass das *Foramen zygomatico-temporale*, welches der *N. subcutaneus malae* des zweiten Trigeminusastes zum Uebertritt aus der Orbita zur lateralen Wangengegend benutzt, dem unteren und nicht dem oberen Bogen zukommt.

Da aber, was nicht zu leugnen ist, auch der obere Bogen in seinen sonstigen Beziehungen zu den Nachbarknochen sowie auch zur Kaumuskulatur das nämliche aufweist, was bei den Säugern sich wiederfindet, so könnte er auch bis zu einem gewissen Grade wenigstens mit in die Homologie hereingezogen werden.

Aus allen diesen Gründen und unter Anlehnung an die Auffassung von Baur und Cope gelange ich zu dem Schlusse, dass die beiden Bögen der Hatteria dem einzigen Bogen der Säuger entsprechen; mit andern Worten: Ich nehme an, dass der letztere ursprünglich mindestens doppelt angelegt sein muss, eine Annahme, welche durch die Thatsache, dass das Jochbein beim Menschen aus mehrfachen Anlagen (2 nach Kölliker[1]) oder 3 nach Schultze[2])) entsteht, dass beim erwachsenen Menschen zuweilen eine Zweitheilung zu constatiren ist, und dass auch der Jochbogen bei vielen Säugethieren z. B. Erinaceus normaler Weise doppelt ist, eine weitere Stütze erfährt.

So würde man auch in die Bildung des Jochbogens einen einheitlichen, klaren Einblick gewinnen, wenn man sich das Quadrato-maxillare der Anuren durch das Tympanicum ersetzt denkt. Thut man dies, so kann man von den Anuren an bis zu der Hatteria, den Crocodilen, Schildkröten, ja sogar bis zu den Säugern hinauf darthun, wie der Jochbogen allmählich von Tympanicum sich entfernt, sich mit dem Squamosum verbindet und schliesslich den Zustand erreicht, dass er, wie bei den Säugern, ausschliesslich nur noch vom Squamosum getragen wird.

Aus diesem Grunde möchte ich vorschlagen, die beiden Jochbögen als den oberen und unteren und die dazu gehörigen wesentlichen Knochen als Jugale superius und inferius zu bezeichnen. Die Benennung Postorbitale für das Jugale superius fällt also weg.

Ich will noch nachträglich erwähnen, dass Herr College, Prof. Gaupp, der so freundlich war, über die vorliegende Sache

1) v. Kölliker, Grundriss der Entwicklungsgeschichte etc. Leipzig 1880.

2) Schultze, Oscar, Grundriss der Entwicklungsgeschichte etc. Leipzig 1897.

mit mir persönlich Rücksprache zu nehmen, meine Ansicht durchaus nicht theilt, diese aber deswegen doch nicht beeinflussen wolle.

Ich will die Gelegenheit nicht vorübergehen lassen, an dieser Stelle auch der morphologischen Bedeutung des Quadratums zu gedenken.

Hierüber existiren verschiedene Auffassungen; ich will mich aber nur kurz fassen und als Ausgangspunkt nur zwei namhafte Forscher nennen, welche am eingehendsten mit dieser Frage sich beschäftigt und dabei auch die Hatteria mit in Betracht gezogen haben. Es sind dies Peters (225—230) und Huxley (177). Während Peters auf Grund mehrfacher Publicationen die Ansicht vertrat, dass das Quadratum dem Os tympanicum der Säuger homolog sei, behauptete Huxley, wesentlich gestützt auf die betreffenden Verhältnisse bei Hatteria, dass das Quadratum der Hammer, der dem äusseren Ende des Stapes aufsitzende Knorpel aber der Ambos sei. Nach ihm also hängt der äussere knorpelige Fortsatz des Stapes („Extrastapedialcartilage") mit dem medialen Ende des Zungenbeines zusammen und hat mit dem Unterkiefer gar nichts zu thun. Dementgegen nimmt Peters an, dass der ursprünglich mit dem Proc. styloideus verbundene Zungenbeinbogen infolge der merkwürdigen Lagerung bei diesem Thiere mit dem Extrastapedialknorpel in Berührung getreten sei, dass diese Verbindung also keine primäre, sondern eine secundäre sei, und dass der genannte Knorpel, den er für den Hammer hält, ohne Zweifel mit dem Meckel'schen Knorpel in Zusammenhang gewesen sein müsse.

Baur (22) stimmt Peters bei, indem er den knorpeligen distalen Theil des Stapes der Sauropsiden dem Hammer der Säugethiere gleichsetzt. Andererseits behauptet er mit Albrecht (4), dass der Quadratknorpel nicht zum Mandibularbogen, sondern zum Palatinbogen gehöre, und dass er mit dem Proc. zygomaticus des Schläfenbeines homologisirt werden müsse.

Killian (187) hat bei seinen Untersuchungen der Ohrmuskeln und des Stapes bei den Crocodilen auch die Hatteria berührt und ist zu dem Resultat gekommen, dass, was die Verbindung zwischen dem Hyoid und dem Gehörknorpel betrifft, Peters Recht gegeben werden, dass aber der knöcherne, schallleitende Apparat anders gedeutet werden müsse. Nach Killian soll dem Operculum der Urodelen die Fussplatte

des Stapes, dem Ligamentum suspensorio-stapediale aber der Bogen und das Köpfchen des Steigbügels entsprechen. Der Incus wäre dann dem Quadratum und der Steigbügel dem proximalen Columellastücke sowie der kleinen Verbindungsbrücke zum Quadratum der Anuren und Saurier gleichzusetzen.

Siebenrock (267), dessen Studien sich u. a. auf Lacerta Simonyi erstrecken, hat keine bestimmte Ansicht darüber geäussert. Ich citire nur seine auf S. 25 figurirenden Worte: „Das paarige Quadratum, l'os tympanique Cuvier, wurde von Clason bei Lacerta sehr richtig mit einer Ohrmuschel verglichen, während es nach Leydig durch seine Form an das Paukenbein der Säuger erinnert, für dessen Homologie es auch zu halten ist."

Nach meinen eigenen Beobachtungen ist das proximale Ende des I. Zungenbeinbogens der Hatteria im derben Bindegewebe des Trommelfells mit dem Extrastapedialknorpel (Huxley) untrennbar verbunden und setzt sich auf der anderen Seite, von einem derben Bindegewebe eingehüllt, an den Knorpel an, welcher zwischen Opisthoticum, Squamosum und Quadratum liegt (Pterotic, Huxley).

Was meine eigene Ansicht, so weit ich eine solche ohne Benützung von embryonalem Material zu gewinnen im Stande war, betrifft, so geht sie dahin, dass jene Verbindung des Zungenbeinbogens mit dem Extrastapedialknorpel eine secundäre, während diejenige mit dem oben als Pterotic bezeichneten Knorpel eine primäre sein dürfte. Es würde daraus die Möglichkeit eines Vergleiches mit den Verhältnissen beim Menschen, wo der Griffelfortsatz bekanntlich mit dem kleinen Zungenbeinhorn verbunden ist, erwachsen.

Was nun die Bedeutung des Quadratum anlangt, so ist es selbstverständlich nicht möglich, es mit dem Tympanicum der Säuger zu homologisiren, weil dieses, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, eine ganz andere Abkunft aufweist. Was aber aus ihm werden soll, darüber habe ich selber keine Ansicht und muss also auf die Arbeiten von Killian u. a. verweisen.

Der Unterkiefer

ist aus den beiden Seiten-Hälften zusammengesetzt, welche vorn an der Mundspitze sich vereinigen und hier die Symphysis man-

dibulae darstellen. Jede Hälfte wird nach Günther aus vier und nach Baur (35, 40) aus sechs Elementen zusammengesetzt. Während Günther folgende Theile: „The Dentary, Splenial, Coronoid und Articular-Bone“ angibt, fügt Baur noch „the Angular und Supraangular“ hinzu. Ich schliesse mich ganz an Baur an. Bei der Hatteria finden sich nämlich folgende Knochen:

1. Dentale.
2. Complementare (Coronoideum).
3. Spleniale.
4. Articulare.
5. Supraangulare.
6. Angulare.

1. Das Dentale (*D*)

ist der grösste und wesentlichste von den 6 Knochen; er beginnt mit einem spitzen Ende hinten zwischen dem Supraangulare und Spleniale und erstreckt sich nach vorn bis zur Symphysis mandibulae. Die zwei vorderen Dritttheile tragen am oberen Rand eine Reihe von Zähnen, und dieser Rand formirt gewissermaassen die härtere Pars alveolaris (*alv*); dicht an den hinteren Theil der letzteren schliesst sich ein breiter, aber niedriger Fortsatz, Processus coronoideus, an, welcher am hinteren Theil seiner Basis ein Foramen (*f*) aufweist und dadurch sich vom Körper des Dentale abgrenzt. Das Foramen lässt einen Zweig des III. Trigeminusastes, den N. recurrens cutaneus maxillae inferioris durch und kann dementsprechend als Foramen nervi recurrentis cutanei maxillae inferioris bezeichnet werden. An der Aussenfläche des Dentale sieht man etwa an der hinteren Grenze des vorderen Drittels der ganzen Länge des Unterkiefers

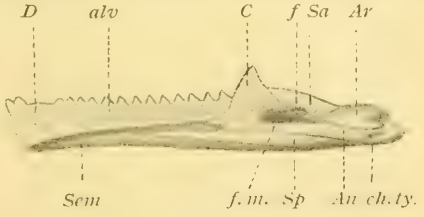


Fig. 10.

Der Unterkiefer von der Innenseite. *alv* = Pars alveolaris, *f* = Foramen für den Nervus cutaneus recurrens maxillae inferioris, *ch. ty.* = das gleiche für die Chorda tympani, *f. m.* = Foramen mandibulae, *Sem* = Semicanalis pro Cartilagine Meckelii.

unterhalb der Pars alveolaris das Foramen mentale und vor diesem noch einige kleinere Oeffnungen für den Austritt der Hautzweige des N. alveolaris inferior. Die Innenfläche des Dentale hat an ihrem unteren Rand einen von der Basis des Coronoid nach vorn beinahe zur Symphysis mandibulae ziehenden Halbkanal, dessen mediale Wand grösstentheils membranös geschlossen ist, so dass der darin liegende Meckel'sche Knorpel durchschimmert (Semicanalis pro Cartilagine Meckelii (*Sem*)). Am hinteren Theil ist diese mediale Wandung auch von einem kleinen Theil des Angulare (*An*) ergänzt und hat als einen Bestandtheil seines unteren Randes den vorderen Abschnitt des Spleniale (*Sp*).

2. Das Coronoideum, Complementare, Baur (*C*)

ist ein kleiner dreieckiger Knochen, welcher sich hinter der Pars alveolaris dentalis erhebt und sich mit breiter Aussenfläche an den Processus coronoideus des genannten Knochens anlehnt, während seine mediale Fläche frei nach innen schaut. Seine Spitze und Aussenfläche mitsammt der gleichen des Processus coronoideus dient zum Ansatz des M. temporo-masseterieus. Es stösst ferner mit seinem hinteren Winkel an das Supraangulare, mit dem unteren Rand an das Angulare, und deckt mit dem letzteren die hintere Fortsetzung des oben genannten Halbkanals von der medialen Seite her. Am hinteren Ende des Halbkanals sieht man auch die Eingangsöffnung in den Canalis alveolaris inferior, das Foramen mandibulare (*f. m*). Der Canalis alveolaris inferior läuft parallel dem Semicanalis, ist aber durch eine dünne Knochenlamelle von ihm getrennt. Er beginnt hinten mit dem Foramen mandibulare und öffnet sich vorn am Foramen mentale.

3. Das Spleniale (*Sp*)

stellt eine lange Spiessform dar, beginnt mit einer breiten Basis hinten an der ventralen Seite des Unterkiefers zwischen Angulare einerseits und dem Supraangulare und dem hinteren Ende des Dentale andererseits, wendet sich dann bald an die Innenseite des Unterkiefers, um zwischen Angulare und Dentale nach vorn zu verlaufen und weiter vorn einen Theil des unteren Randes des Semicanalis zu bilden.

4. Das Articulare (*Ar*)

ist ein kleiner, linsenähnlicher Knochen, welcher zwischen Supraangulare und Angulare eingeschlossen und vom hinteren Ende des Splenium von unten her gestützt wird. Seine dorsale Fläche ist mit einem Knorpel überzogen und der sattelförmigen Gelenkfläche des Quadratums congruent gestaltet.

5. Das Supraangulare (*Sa*).

Es liegt an der Aussenseite des Articulare und stösst hinten an das hintere Ende des Angulare und weiter vorn und zugleich ventral an das Spleniale und Dentale. Mit seinem vorderen Ende schiebt es sich in den Falz zwischen den Processus coronoideus des Dentale und den Coronoideum ein und hilft das Foramen nervi recurrentis cutanei maxillae inferioris *(f)* begrenzen.

6. Das Angulare (*An*)

ist ein schlanker Knochen, welcher an der medialen Seite des Articulare seinen Sitz hat. Mit dem hinteren Ende ist es mit dem Supraangulare verbunden und dehnt sich entlang dem oberen Rande des Spleniale nach vorn, bis es die Basis des Coronoideum erreicht. Nahe an seinem hinteren Ende unterhalb der Gelenkfläche sieht man eine kleine Oeffnung (*Ch. ty*) für die hier in den Knochen eintretende Chorda tympani.

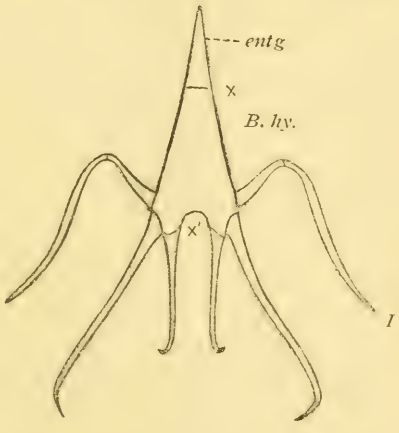


Fig. 11. *II*
Visceralskelet, von der ventralen Seite gesehen. ×, ×' = Grenze zwischen Knochen und Knorpel, *B. hy.* = Basihyale, *entg* = Proc. entoglossus, *I. II* vordere (erste) und hintere (zweite) Hyoidspange.

Das Visceralskelett (Fig. 11).

Das Visceralskelett besteht aus dem Zungenbeinkörper (Basihyale *(Bhy)* und zwei Paar Bögen, dem ersten und dem zweiten (Cerato-hyale und Cerato-branchiale). Das Basihyale liegt an der ventralen Seite des Kehlkopfes und des daran sich anschliessenden vorderen Abschnittes der Luftröhre und stützt die beiden

Gebilde von der ventralen Seite her. Sein Körper ist verknöchert und trägt nach vorn einen und nach hinten zwei knorpelige Fortsätze. Der vordere knorpelige Fortsatz (Processus entoglossus (*entg*) geht über das Gebiet des Kehlkopfes hinaus und erstreckt sich in die Zungensubstanz hinein. Er endet hier zugespitzt. Dadurch bildet er mit dem Zungenbeinkörper die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze von ihm gebildet wird. Von den beiden hinteren Ecken des Dreiecks gehen schlanke, ein wenig lateralwärts gebogene Fortsätze aus, welche grösstentheils an beiden Seiten der Luftröhre liegen und mit den hinteren Enden in der Oesophaguswand frei endigen.

Die beiden Zungenbeinbögen nehmen ebenfalls ihren Ursprung nahe von den hinteren Ecken des Dreiecks.

Der erste Bogen (I) besteht aus zwei Knorpelabschnitten, von denen der proximale, kürzere vom Ursprung am Zungenbeinkörper an nach vorn dorsalwärts sich wendet und unter Knickung in den distalen, längeren übergeht. Der letztere beschreibt einen längeren Bogen, dessen Convexität ventralwärts gerichtet ist, wendet sich dann entlang der Pharynxwand und um das Quadratum nach vorn und dorsal und erreicht schliesslich mit einem knorpeligen Ende das Pterotic, Huxley.

Der zweite Bogen erstreckt sich ebenfalls in Form eines langen Bogens nach hinten. Er ist zum grössten Theil verknöchert und endet mit einem sehr kurzen, hakenförmigen Knorpelansatz frei hinter dem Kieferwinkel. An ihm inseriren die Mm. omohyoideus und episternohyoideus und von ihm gehen die Mm. cerato mandibularis und cerato hyoideus aus.

Extremitäten.

I. Knochen der vorderen Extremität.

Der Schultergürtel

besteht aus Scapulo-Coracoid und Clavicula.

Das Scapulo-Coracoid (Fig. 12 *A, B*)

bildet eine zusammenhängende Masse, welche durch die Cavitas glenoidalis in die dorsal liegende Scapula und in das ventrale Coracoid eingetheilt werden kann.

Die Scapula (*Sc*)

ist in der dorsalen Hälfte noch knorpelig und stellt im Ganzen die Form eines Beiles dar. Man kann an ihr 3 Ränder, den cephalen, caudalen und dorsalen Rand, sowie zwei Flächen, eine innere und eine äussere, unterscheiden. Der dorsale Rand entspricht der Schneide des Beiles und liegt frei zwischen der dor-

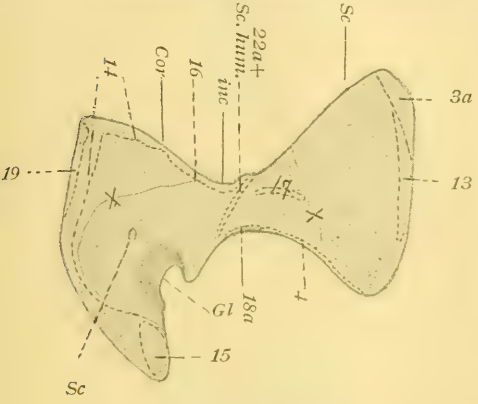


Fig. 12 *A*.

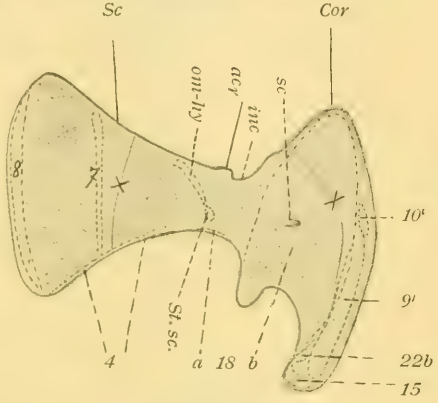


Fig. 12 *B*.

Scapulo-Coracoid. *A* = Aussenseite, *B* = Innenseite. *Sc* = Scapula, *Cor* = Coracoid, *Gl* = Cavitas glenoidalis. *inc* = Incisura scapulae, *acr* = Tuberositas acromialis, *sc* = Foramen supracoracoideum, *Sc. hum.* = Ligamentum scapulo-humerale, *st. sc.* = Ligamentum sterno-scapulare internum, *om-hy* = M. omo-hyoideus, ×× = Grenze zwischen Knochen und Knorpel. Die arabischen Ziffern bezeichnen die betreffenden Muskeln im Text.

salen Muskulatur und den Mm. capiti-dorso-clavicul. und latissimus dorsi. Ventralwärts wird die Scapula schmäler und geht ohne Grenze in's Coracoid über. In diesem Uebergang bildet der cephale Rand der Scapula einen kleinen Ausschnitt, Incisura scapulae *(inc)*, an dessen dorsalem Theil eine kleine Erhebung, Tuberositas acromialis *(acr)* sich befindet. Am caudalen Rand bildet die Scapula die Cavitas glenoidalis *(gl)* für den Humeruskopf. Die Gelenkfläche sieht caudalwärts und ist der Form des letzteren entsprechend elliptisch.

Das Coracoid (*Cor*)

wird im medialen Theil auch aus Knorpel gebildet und kann ebenfalls formell mit einem Beil verglichen werden, wobei die Schärfe der Schneide durch den ventro-medialen Rand dargestellt

wird. Der letztere verliert caudalwärts an Breite, gewinnt aber an Dicke und passt mit diesem verdickten Theil in die entsprechende Furche (Sulcus coracoides) des Sternum. Der dorsale knöcherne Theil des Coracoid hat in der Nähe der Cavitas glenoidalis eine Oeffnung (Foram supracoracoideum) (*sc*), welche in der Richtung von dorsal — innen nach ventral — aussen die Knochensubstanz schräg durchbohrt und zum Austritt des N. supracoracoideus dient.

Die Clavicula (Fig. 5 *A. B*)

ist ein unregelmässig gebogener langer Knochen, welcher ventral mit dem cephalen Ende des Episternum unbeweglich und dorsal in der Gegend der Tuberositas acromialis mit der Scapula faserig verbunden ist.

Der Humerus (Fig. 13, 14 *H*)

ist ein an beiden Enden verbreiterter Röhrenknochen. Das proximale Ende ist durch den langelliptischen Kopf (*cap*) dargestellt; unterhalb von ihm ragt nach vorn ein mächtiger Fortsatz, Proc. lateralis s. Tuberculum majus *(lat)* und nach hinten ein kleinerer Proc. medialis s. Tuberculum minus *(med)* hervor. Zwischen den beiden Fortsätzen bleibt eine vertiefte Stelle, Fossa intertubercularis. Distal von den beiden Fortsätzen beginnt der kurze Schaft des Humerus, welcher bald in das distale Ende übergeht. Dasselbe wird vor allem durch den Besitz der für den Vorderarm bestimmten Gelenkfläche charakterisirt, welche in die radiale Eminentia capitata (*capit*) und in die ulnare Trochlea *(Tr)* sich eintheilen lässt. Proximal von der Gelenkfläche ist vorn eine tiefe, dreieckige Grube, Fossa cubitalis anterior, sichtbar, in welche der Canalis entepicondyloides sich öffnet. Eine entsprechende Grube findet man an der hinteren Seite des Ellbogens nicht vor. An den beiden Seiten des Gelenktheiles ragen die Epicondyli ulnaris et radialis *(ep)* hervor, von denen der erstere weit mächtiger als der letztere ist. Die beiden Epicondyli werden vom Canalis ent- resp. ectepicondyloideus (*ent. ect*) durchsetzt, welche zur Durchlassung des N. medianus resp. radialis bestimmt sind. Diese beiden Canäle wurden schon von Für-

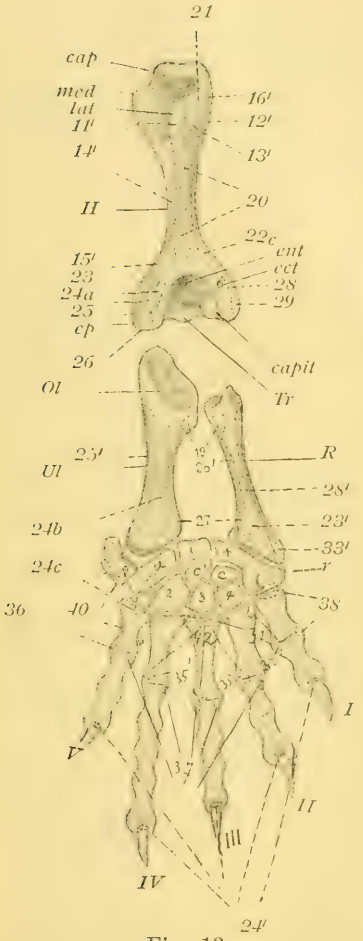


Fig. 13.

Vordere freie Extremität, Beugeseite. *H* = Humerus, *Cap* = Caput humeri, *med* = Proc. medialis, *lat* = Proc. lateralis, *ep* = Epicondylus, *capit* = Eminentia capitata, *Tr* = Trochlea, *ent* = Canalis entepicondyloideus, *ect* = Canalis ectepicondyleus, *Ul* = Ulna, *Ol* = Olecranon, *R* = Radius, *r* = Radiale, *i* = Intermedium, *u* = Ulnare, *p* = Pisiforme, *c* = Centrale radiale, *c'* = Centrale ulnare, *2*, *3*, *4* = Carpale 2, 3, 4, *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* = Der erste bis fünfte Finger.

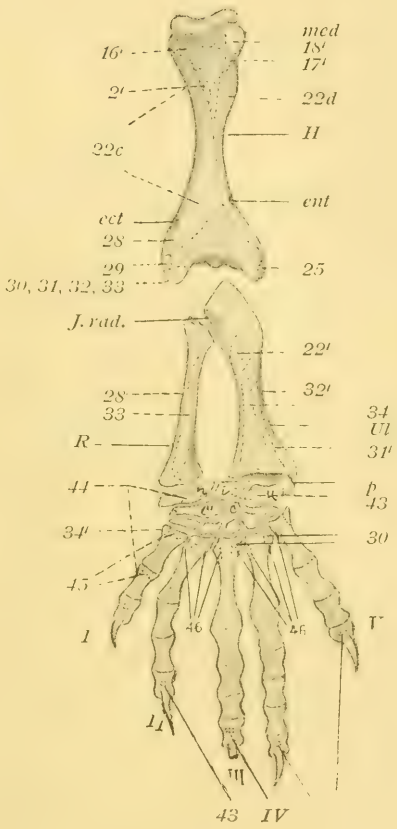


Fig. 14.

Vordere freie Extremität, Streckseite. *med*, *ent*, *ect*, *R*, *Ul* u. s. w gleich wie oben, *I. rad.* = Incisura radialis ulnae, 5 Carpalia sichtbar!

Die arabischen Ziffern bezeichnen bei beiden Figuren die betreffenden Muskeln im Text.

bringer (106), Dollo u. A. beschrieben, dagegen vermisst man sie in den Arbeiten von Bayer (44) und Günther.

Wiedersheim (287) hat ihre Bedeutung präcisirt und spricht sich dahin aus, dass sie eine viel längere Stammesgeschichte hinter sich haben, und dass ihr Ursprung in der polymeren, auf die Concrescenz von Radien zurückzuführenden Anlage des Basale beruht.

Radius und Ulna (Fig. 13, 14 *R. Ul*)

erinnern in ihrer Form sehr an diejenige der menschlichen Knochen. Der Radius (*R*) ist in seinem proximalen Ende weniger als im distalen ausgebildet, was bei der Ulna sich umgekehrt verhält. Das proximale Ende des Radius trägt eine Gelenkfläche für die Eminentia capitata hum. und eine ulnare für die Incisura radial. ulnae. Das mehr verdickte distale Ende articulirt mittelst einer schrägen Gelenkfläche mit dem Radiale. Vom Mittelstück ist nichts Besonderes zu erwähnen. Die Ulna (*ul*) hat an ihrem proxymalen Ende eine starke Hervorragung [Olecranon] (*ol*), deren vorderer Theil mit einer für die Trochlea humeri bestimmten Gelenkfläche, Incisura sigmoidea, versehen ist. Unterhalb dieser bemerkt man eine kleinere radialwärts schauende Gelenkfläche, Incisura radial. ulnae. Etwas unterhalb von der letzteren ist eine kleine rauhe Stelle, Tuberositas ulnae, sichtbar. Das distale Ende ist weniger stark und articulirt durch einen rundlichen Gelenkkopf mit dem Ulnare und Intermedium, sowie auch mit dem Pisiforme. Der Radius ist in einer Pronationsstellung, indem er vor die Ulna zu liegen kommt. Das Lig. annulare ist nicht ausgebildet, statt dessen ist das Radio-ulnargelenk durch ein schlaffes Kapselband befestigt, was eine geringe Rotationsbewegung zulässt.

Der Carpus (Fig. 13, 14)

setzt sich aus 11 Knochen zusammen, und zwar besteht die proximale Reihe aus einem querliegenden länglichen und an der volaren Seite mit einem Häkchen versehenen Radiale (*r*), einem länglich-viereckigen Intermedium (*i*) sowie einem ähnlich gestalteten Ulnare (*u*). An der ventralen, volaren Seite des Ulnare hängt ein sehr grosses Pisiforme (*p*), welches wie

der Haken des Radiale volarwärts weit hervorragt und dadurch den Hohlhandbogen verstärken hilft.

In der distalen Reihe findet man 5 Carpalia, von denen das IV. das grösste ist, während das V. am wenigsten ausgebildet ist und wie ein Anhang des IV. aussieht.

Zwischen der proximalen und distalen Reihe sind, wie Baur (18) angibt, zwei Centralia zu finden. Das Centrale radiale (*c'*) ist doppelt so gross als das Centrale ulnare (*c*), grenzt proximal an den grössten Theil des Radiale und den sehr kleinen des Intermedium und distal an das Carpale I—III, während das Centrale ulnare zwischen Intermedium und Ulnare einerseits und dem Carpale III und IV andererseits seine Lage hat.

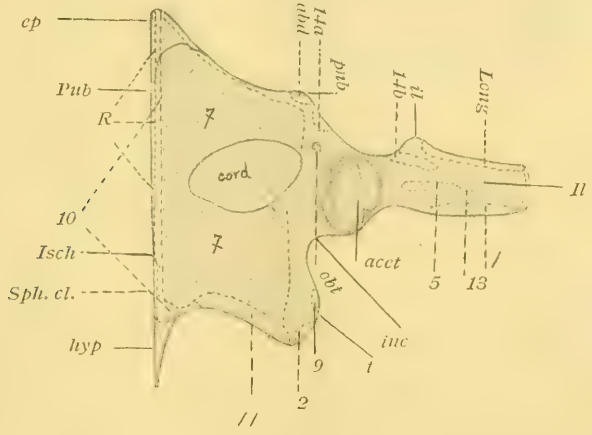


Fig. 15 *A*.

Von den 5 Metacarpalien sind die I. und V. am kürzesten, während der III. am längsten ist.

Die Phalangenzahl ist:

am	I.	Finger	2,
„	II.	„	3,
„	III.	„	4,
„	IV.	„	5,
„	V.	„	3.

II. Knochen der hinteren Extremität.

Der Beckengürtel (Fig. 15 *A B*)

besteht aus Ileum, Pubis und Ischium, welche alle drei an

dem Acetabulum zusammentreffen. Die Naht ist an der Innenseite des Acetabulum (*Acet*) besonders deutlich ausgeprägt; so finde ich keine Veranlassung, ein besonderes Os ileo-pectineum anzunehmen, wie es Gorski (135) gethan hat.

Das Ileum (*Il*)

ist stangenförmig, wenig breit, aber dick und ist nach aussen schwach convex gebogen. Es geht vom Acetabulum aus dorsalwärts in das überknorpelte dorsale Ende über, welches zwischen Schwanz- und Rumpfmuskeln frei endet. Nahe am Acetabulum erkennt man am cephalen Rand des Ileum einen Vorsprung, Tuberculum ilei (*il*) und unterhalb desselben an der Innenfläche eine kleine Grube, welche durch eine stumpfe Querleiste von einer am caudalen Rande liegenden gleichen geschieden ist. Beide Gruben mitsammt der Querleiste articuliren mit den Processus tranversi der beiden Sacralwirbel und können deswegen Facies sacralis (*sacr*) genannt werden.

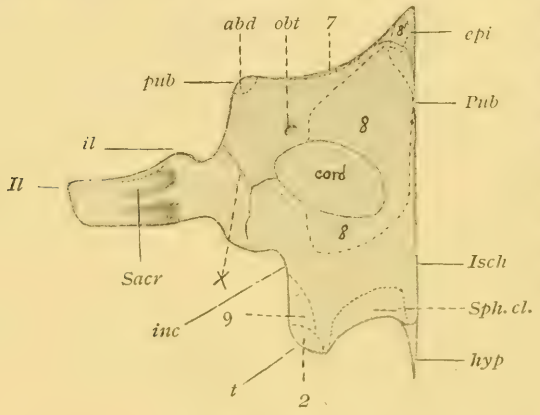


Fig. 15 *B*.

Beckengürtel. *A* = Aussenseite, *B* = Innenseite, *Il* = Ileum, *Pub* = Pubis, *Isch* = Ischium, *ep* = Proc. epipubicus Wiedersheim, *hyp* = Proc. hypischiadicus Wiedersheim. *Acet* = Acetabulum, *Sacr* = Facies sacralis, *inc* = Incisura ischiadica, *pub* = Tuberculum pubis, *il* = Tuberculum ilei, *obt* = Foramen obturatorium, *cord* = Foramen cordiforme Hoffmann, *abd* = Ansatz der schiefen Bauchmuskeln, *R* = Ansatz des Rectus abdominalis, *sph. cl* = Sphincter cloacae. Die arabischen Ziffern bezeichnen die betreffenden Muskeln.

Das Pubis (*Pub*)

geht vom Acetabulum aus medialwärts und trifft in der ventralen Mittellinie das anderseitige, mit welchem es eine knorpelige Verbindung eingeht. Nahe am Acetabulum hat es eine Oeffnung für den N. obturatorius, Framen obturatorium (Trou vasculo-nerveux Perrin) (*obt*), und oberhalb desselben am cephalen Rand

einen Vorsprung, Tuberculum pubis *(pub)*. Vom ventro-medialen Winkel aus geht eine knorpelige Fortsetzung nach kopfwärts. Sie wird von Wiedersheim (287) als Proc. epipubicus und von Perrin als Cartilage ypsiloïde bezeichnet (*epi*).

Das Ischium (*Isch*)

bildet den ventro-caudalen Abschnitt des Acetabulum und geht ebenfalls medialwärts, um sich mit dem anderseitigen knorpelig zu verbinden. Mit dem Pubis aber kommt es hier nicht zusammen, sondern ist durch einen grossen Ausschnitt von ihm geschieden. Der Ausschnitt wird zum grössten Theil von den beiden Knochen und nur medialwärts von dem Knorpel umschlossen, welch' letzterer seinerseit die beiderseitigen Pubis und das Ischium verbindet und die Symphysis pubo-ischiadica bildet. Auf diese Weise wird der genannte Ausschnitt in ein Loch umgewandelt, Foramen pubo-ischiadicum Wiedersheim (287), Cordiforme Hoffmann (160), Trou obturateur Perrin (223) (*cord*). Vom ventro-caudalen Winkel des Ischium aus geht ein Knorpelfortsatz nach der Kloake, Proc. hypoischiadicus Wiedersheim, Cartilage hyposciatique Perrin (*hyp*), während der dorso-caudale Winkel zum Tuber ischii (*t*) sich verdickt. Vom letzteren zieht der bogenförmige Rand aufwärts über den caudalen Umfang des Acetabulum zum Ileum und bildet so die Incisura ischiadica (*inc*).

Das Acetabulum selbst bildet eine seichte, elliptische Gelenkfläche für den entsprechenden Femurkopf.

Das Femur (Fig. 16, 17 *Fe*)

ist ein stattlicher Röhrenknochen. Sein elliptischer Kopf setzt sich durch eine schwache Einschnürung, Collum, vom Schaft ab; unterhalb des Collum sind zwei Erhabenheiten vorhanden, von denen die eine an der medialen Seite liegt, während die andere, weit grössere, proximalwärts von der ersteren liegt und nach hinten schaut. Sie können als Trochanter minor (*min*) und major (*maj*) bezeichnet werden. Der lange cylindrische Schaft geht in das distale Ende über, welches als Condylus (*cdy*) sich präsentirt und mit den Unterschenkelknochen articulirt. Die an beiden Seiten des letzteren liegenden Epicondyli (*ecd*) sind nicht deutlich, doch immerhin erkennbar.

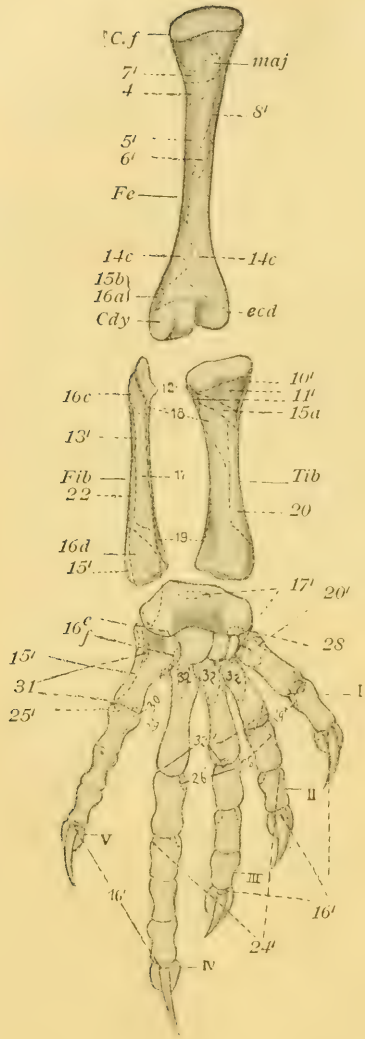


Fig. 16.
Hintere freie Extremität, Beugeseite, *F* = Femur, *maj* = Trochanter major, *Cdy* = Condylus, *ecd* = Epicondylus, *Tib* = Tibia, *Fib* = Fibula, 4 Tarsalien sichtbar! Die arabischen Ziffern bezeichnen die betreffenden Muskeln.

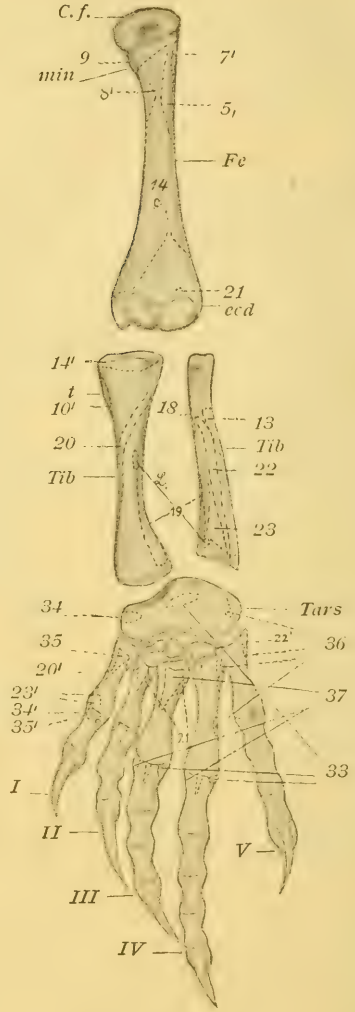


Fig. 17.
Hintere freie Extremität, Streckseite. *mi* = Tochanter minor, *Tars* = Tarsale proximale. Die arabischen Ziffern bezeichnen die betreffenden Muskeln.

Von den beiden

Unterschenkelknochen (Fig. 16, 17 *Tib. Fib*)

ist die Tibia (*Tib*) grösser als die Fibula. Sie articulirt mittelst des planen Caput tibiae mit dem Condylus femoris. Die Incongruenz der beiden Gelenkflächen wird durch den zwischen ihnen eingeschalteten Meniscus, in welchem ein kleines Knöchelchen eingelagert ist, ausgeglichen. An der vorderen Circumferenz des Caput tibiae setzt sich die Endsehne des Extensor cruris triceps, Lig. patellare, in welchem noch kein der Patella homologes Hartgebilde zu finden ist, an. Unterhalb des Caput tibiae bemerkt man an der medialen Seite eine rauhe Stelle, welche durch den Ansatz des M. pubo-ischio-tibialis zu Stande gekommen ist. Das distale Ende der Tibia articulirt mit einer schiefen Gelenkfläche an der medialen Seite des Tarsale proximale. Die Fibula (*Fib*) ist weniger stark als die Tibia; sie hängt mit dem schwächeren proximalen Ende mit dem Condylus femoris und mit dem distalen stärkeren an der nach proximalwärts schauenden Gelenkfläche des Tarsale proximale zusammen. Eine Gelenkverbindung zwischen Tibia und Fibula besteht nicht.

Der Tarsus (Fig. 16, 17)

besteht bloss aus 5 Knochen.

Die proximale Reihe wird durch ein grosses Tarsale proximale (*Tars*) vertreten. Seine Form, von der Fläche gesehen, kann mit einem Halbschuh verglichen werden, indem dann die überknorpelte Spitze nach der medialen, die Ferse nach der lateralen Seite schaut, die hohle Sohle die distalen Carpalien aufnimmt, während das proximal schauende Rohr und Vorderblatt mit einer ovalen kleineren Gelenkfläche für die Fibula und einer grösseren für die Tibia versehen sind.

Günther spricht von Astragalus und Calcaneum, bemerkt aber: „the suture between them is scarcely visible.“ Bayer (44) gibt das Calcaneum und den Astragalus sowie das knorpelige Tibiale an, und Kehrer (186) hat an dem Knochen nur die Spuren der Trennung zwischen Calcaneum und Astragalus erkannt.

Ein als Centrale zu bezeichnender Knochen fehlt. Born (53)

will dasselbe bei den Sauriern im medialen Meniscus (Tarsale I Gegenbaur (120)) suchen, dagegen lässt Hoffmann (161) es mit drei andern Elementen zu einem verschmolzen sein, und nach Bayer gehört es dem Astragalus an. Perrin (223) lässt die proximale Reihe aus dem äusseren „fibulaire" und dem inneren „tibio-centro-intermediaire" bestehen, welche beide durch eine Naht von einander getrennt sind.

Ich muss mich zu der Ansicht Hoffmann's bekennen, weil ich in der proximalen Reihe nur einen einzigen Knochen gefunden habe und im Meniscus Born's ein Tarsale I erblicke. Bei der Hatteria sind also vier Elemente, Fibulare, Tibiale, Intermedium und Centrale in einem Stück Knochen enthalten, und deswegen will ich für die Bezeichnung dieses Knochens lieber einen indifferenten Namen „Tarsale proximale" vorschlagen, an Stelle des von Autoren gegebenen „Astragalo-fibulare".

Die distale Reihe.

Günther gibt nur zwei Knochen in dieser Reihe an. Bayer (44) lässt das Tarsale I und II mit den correspondirenden Metatarsalen verschmolzen sein, wie es nach Born (53) bei den Sauriern als Regel gilt, und Kehrer (186) sucht das Tarsale I in der halbmondförmigen Knorpelspange. Nach Perrin (223) endlich sollen fünf Tarsalien vorhanden sein. Nach meiner Untersuchung besteht sie aus vier Knochen: Tarsale I, II, III und IV. Das Tarsale I ist sehr klein, im vorhingenannten Meniscus eingeschlossen und nur an der ventralen Seite sichtbar, sodass man es bei der Betrachtung von der dorsalen Seite aus leicht übersehen kann. Die Grösse der einzelnen Tarsalien nimmt vom II.—IV. successiv zu, und das IV. kann der Form nach als Cuboides bezeichnet werden. Ob das Tarsale V in ihm oder im enorm verbreiterten proximalen Ende des Metatarsale V enthalten ist, lässt sich nicht entscheiden.

Von den Metatarsalien ist der I. u. V. am kleinsten und der IV. am grössten. Der V. ist an der Basis sehr verbreitert und articulirt so mit der ulnaren Seite des Tarsale IV.

Was die Anzahl der Zehenphalangen anbetrifft, so bestätige ich die Angabe von Günther, nicht aber diejenige von Bayer, obzwar Kehrer und Perrin ihm beigestimmt haben. Die Phalangen sind nämlich:

An der I. Zehe 2,
„ „ II. „ 3,
„ „ III. „ 4,
„ „ IV. „ 5,
„ „ V. „ 4.

Offenbar hat Bayer (44) ein Glied an der V. Zehe übersehen und Perrin (223) die Grundphalanx der V. Zehe als Tarsale V angesehen.

II. Theil. Zur Muskellehre.

Augenmuskeln (Fig. 18, 44).

1. M. rectus superior (*r. s*). Dies ist ein schlanker Muskel, welcher vom hinteren und ventralen Theil des membranösen Septum interorbitale, hinter der Austrittsöffnung des N. opticus und unterhalb derjenigen des N. oculomotorius entspringt, nach vorn und etwas lateralwärts läuft und an der dorsalen Fläche des Bulbus oculi vor dem Aequator und seitlich vom Ansatze des M. obliquus superior inserirt. Er lagert sich in seinem Laufe an die dorsale Seite des Sehnerven an, kreuzt ihn in schräger Richtung und ist von dem lateral von ihm liegenden M. retractor oculi durch den N. oculomotorius getrennt.

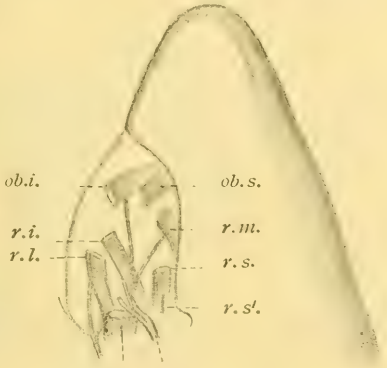


Fig. 18.
Augenhöhle der linken Seite, aus welcher der Augapfel entfernt ist, von der dorsalen Seite gesehen. *r.s.*=Rectus superior, *r.s'.*= der den Rectus superior versorgende Ast des N. oculomotorius (*III*), *r.i.*= Rectus inferior, *r.m.*= R. medialis, *r. l.* = R. lateralis, *ob. s.* = Obliquus superior, *ob. i.* = Obliquus inferior, *ret* = Retractor, *IV* = N. trochleares.

2. M. rectus inferior (*r. i.*). Ein etwas kleinerer Muskel, als der vorhergehende. Entspringt vom ventralen Winkel des knorpeligen Septum interorbitale, nahe am Boden der Augenhöhle unterhalb des Ursprunges des vorigen, zieht nach vorn und inserirt an der ventralen Fläche des Bulbus etwas vorn vom Aequator, in Gemeinschaft mit dem M. obliquus inferior, von welchem er am Ansatz ein klein wenig gedeckt ist. An seinem Ursprung ist

er lateralwärts vom M. rectus lateralis überlagert, und durch N. oculomotorius vom letzteren geschieden.

3. M. rectus medialis (*r. m.*). Ein etwas breiterer Muskel, entspringt vom hinteren Theil des medianen Septum interorbitale, ein wenig nach vorne von dem Foramen opticum, läuft nach vorn und inserirt an der dorso-medialen Fläche des Bulbus am Aequator. Nahe an seinem Ursprung ist er von dem ihn kreuzenden M. obliquus superior überlagert, welcher aber durch den N. nasalis trigemini vom ersteren getrennt ist.

4. M. rectus lateralis (*r. l.*). Ein schlanker Muskel, entspringt vom hintern, unteren Winkel der Orbita, unterhalb des M. retractor, vom membranösen Septum, zieht vorn lateral und etwas dorsalwärts und setzt sich an die laterale Seite des Bulbus oculi an und zwar sehr weit vor den Aequator. Er wird von dem ihn überlagernden M. retractor oculi schräg gekreuzt.

5. M. obliquus superior (*ob. s.*). Entspringt von dem vorderen Theil des Septum interorbitale oberhalb des M. obliquus inferior, läuft lateralwärts und inserirt mit einer fächerförmigen Ausbreitung an der dorsalen Fläche des Bulbus am Aequator, woselbst er vom M. rectus superior gedeckt ist.

6. M. obliquus inferior (*ob. i.*). Entspringt ebenfalls von dem vorderen Theil des interorbitalen Septum, aber unterhalb des Ursprunges des vorigen, zieht lateral und ein wenig rückwärts und inserirt an der ventralen Fläche des Bulbus, den Ansatz des M. rectus inferior ein wenig deckend. Die beiden Musculi obliqui fassen nahe an ihrem Ursprung die Glandula Harderiana zwischen sich.

7. M. retractor oculi (*ret.*). Der mächtigste unter den Augenmuskeln, entspringt aus dem hinteren Winkel der Orbita, von der Basis der Columella, zieht zwischen dem M. rectus superior und lateralis nach vorn und inserirt mit zwei Portionen an der Umgebung der Eintrittsstelle des N. opticus und an der lateralen Fläche des Bulbus etwa in der Gegend des Aequators.

Innervation der Augenmuskeln:

Vom N. oculomotorius wird versorgt: M. rectus superior, inferior, medialis und M. obliquus inferior.

Vom N. trochlearis wird versorgt: M. obliquus superior.

Vom N. abducens wird versorgt: M. rectus lateralis.

Der M. retractor oculi weist in der Innervation eine Eigenthümlichkeit auf insofern, als er am Ursprung einen Zweig aus dem N. abducens und in seinem weiteren Verlauf mehrere kleine Zweige vom Ganglion ciliare bekommt.

Kaumuskeln (Fig. 19)

Die Kaumuskeln sind sehr mächtig entwickelt und bestehen:

1. aus dem M. capiti-mandibularis s. temporo-masseterieus,
2. aus dem M. pterygoideus externus,
3. aus dem M. pterygoideus internus.
4. aus dem M. parieto-mandibularis.

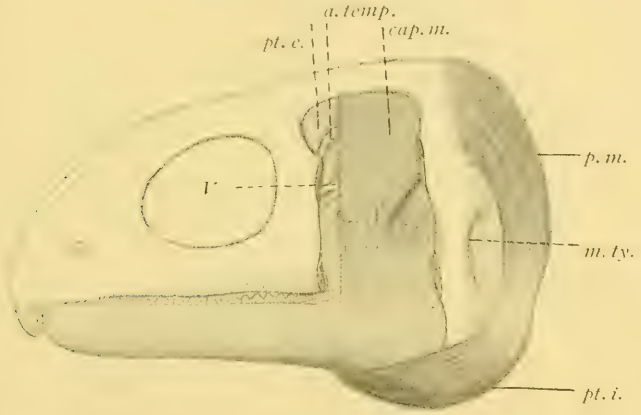


Fig. 19.

Kaumuskeln (linke Seite); der obere und untere Jochbogen sind herausgesägt und die Fascia temporo-masseterica entfernt. *cap. m.* = M. capiti mandibularis, temporo-masseterieus, *pt. e.* = Pterygoideus externus, *pt. i.* = Pterygoideus internus, *p. m.* = Parieto mandibularis, *a. temp.* = Arteria temporalis, *V* = der II. Trigeminusast, *m. ty.* = Membrana tympani.

1. Der M. capiti-mandibularis s. temporo-masseterieus (*cap. m.*) ist ein sehr kräftiger, breiter Muskel, wird nach aussen von der Fascia temporalis et masseterica, sowie von den beiden Jugalbögen gedeckt, und nimmt den grössten Theil der Fossa temporalis ein. Er entspringt vom Parietale, Squamosum, Quadratum, sowie von der Innenfläche des oberen Jochbogens, ferner von der ihn deckenden Fascia temporalis, steigt dann an der medialen Seite des unteren Jugalbogens, ohne sich an ihn anzuheften,

gerade abwärts und setzt sich an die Spitze des Coronoideum, sowie an dessen Innenfläche und an die Aussenfläche des hinteren Drittels des Unterkiefers an.

Eine besondere Portion, die man als den M. masseter bezeichnen könnte, ist noch nicht differenzirt.

2. M. pterygoideus externus *(pt. e)*. Ebenfalls ein starker, aber etwas schlanker Muskel. Er entspringt vom Parietale, Postfrontale, Prooticum, der Columella und von der zwischen Prooticum und Columella sich ausspannenden Membran, sowie von der äusseren Fläche des Pterygoid und inserirt an der Innenfläche des Coronoideum.

3. M. pterygoideus internus *(pt. i)*. Ein kürzerer aber sehr mächtiger Muskel. Er entspringt vom ventralen Rand des Quadratum sowie von dessen Innenfläche, ferner vom Infraorbitalboden, Pterygoid und Transversum. Er erzeugt eine starke Vorragung gegen die Rachenhöhle herein (Prominentia muscularis Holl), und setzt sich an die mediale Fläche sowie an den ventralen Rand des hinteren Fünftels des Unterkiefers an. Seine Insertion hängt mit derjenigen des M. pterygoideus externus zusammen; ja es ist nicht möglich, die beiden Muskeln scharf von einander zu trennen, und die Abgrenzung wird eigentlich nur durch den Verlauf des dritten Trigeminusastes angedeutet.

4. M. parieto-mandibularis *(p. m)*. Ist ein ebenso mächtiger Muskel, welcher vom hinteren Rande des Parietale, sowie zum kleineren Theil vom Squamosum und Ligamentum nuchae entspringt und nach einem schwach bogenförmigen Verlauf an dem hinteren Ende des Unterkiefers inserirt.

Innervation. Die erstgenannten drei Kaumuskeln werden vom dritten Ast des Trigeminus versorgt und der vierte Muskel vom Facialis. Eigentlich müsste der letztere gesondert besprochen werden und die von den Autoren vorgeschlagene Bezeichnung „Digastricus“ dürfte auch in gewissem Sinne, d. h. gerade bezüglich seiner Innervation berechtigt sein.

Muskeln des Halses.

Die Muskeln des Halses lassen sich in die ventralen und die tiefen Muskeln eintheilen.

A) Die ventralen Muskeln sind:

vordere Gruppe
1. M. subcutaneus colli.
2. M. cerato-hyoideus.
3. M. cerato-mandibularis.

hintere Gruppe
4. M. omo-hyoideus.
5. episterno-hyoideus.

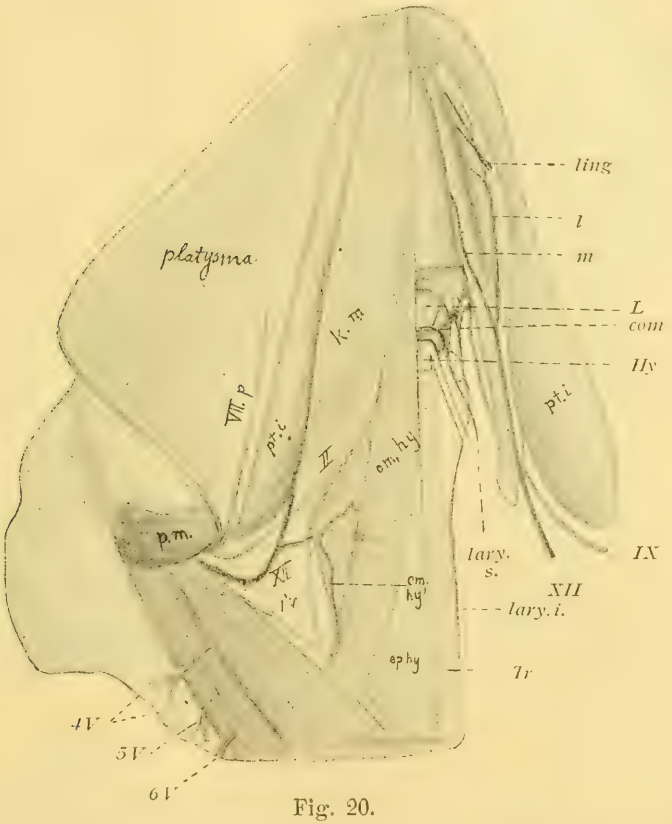


Fig. 20.

Muskeln und Nerven der vorderen Halsgegend bezw. des Mundhöhlenbodens. Der Subcutaneus colli (Platysma) ist nach links umgeschlagen; rechts sind die Kinnmuskeln entfernt und ein Stück Zungenbein ist herausgeschnitten. *pm* = Parieto-mandibularis, *pt. i.* = Pterygoideus internus, *k. m.* = Kerato-mandibularis, *om. hy.* = Omo-hyoideus, *ep. hy.* = Episterno-hyoideus, *L* = Larynx (ein Theil), *Hy* = Zungenbein, *Tr* = Trachea, *VII. p.* = Der hintere Hauptstamm des Facialis, *IX* = Glossopharyngeus, *XII* = Hypoglossus, *l* = Ram. lateralis, *m* = R. medialis, *ling* = Lingualis, *laryng. s.* = Laryngeus superior, *laryng. i.* = Laryngeus inferior (Recurrens) *4. V.* = der ventrale Ast des I. Halsnerven, *om. hy.* = R. omo-hyoideus des Hypoglossus, *4. V.* = N. supraclavicularis superior, *5. V.* N. supraclavicularis medius, *6. V.* = N. supraclavicularis inferior.

B) Die tiefen Halsmuskeln:

6. M. longus colli, s. basi-occipito-vertebralis.

7. M. costo-cervicalis.

1. M. subcutaneus colli s. Platysma myoides (Fig. 20). Ein dünner, aber breiter Muskel. Er entspringt von der Innenfläche des unteren Randes des Unterkiefers sowie von der Nackenfascie, verläuft quer und vereinigt sich in der ventralen Mittellinie mit dem anderseitigen. Die Raphe ist im caudalen Abschnitt des Muskels deutlich zu erkennen.

Innervation: N. mylo-hyoideus und N. facialis (also nicht von Cervicalnerven, wie man bisher annahm).

2. M. cerato-hyoideus. Ein schlanker Muskel; entspringt nahe am hinteren Ende der zweiten Zungenbeinspange und geht zur Mitte der ersten Zungenbeinspange.

Innervation: N. hypoglossus.

3. M. cerato-mandibularis (*km*). Ebenfalls ein langer dünner Muskel. Entspringt von der cephalen Hälfte der zweiten Zungenbeinspange und inserirt an der Innenfläche des vorderen Mundwinkels.

Innervation: dieselbe wie beim vorigen Muskel.

4. M. omo-hyoideus (Fig. 20 *om. hy*, Fig. 12 *om. hy'*). Ein schlanker Muskel, welcher am vorderen Rand der knöchernen Scapula sowie vom Ligamentum sterno-scapulare internum entspringt, bogenförmig median kopfwärts aufsteigt und am Zungenbeinkörper und dessen hinterem Fortsatz, sowie an der zweiten Zungenbeinspange inserirt. Er ist am caudalen Theil mit einer schwachen Inscriptio tendinea versehen.

Innervation: N. hypoglossus, sowie R. ventralis des N. cervicalis I.

5. M. episterno-hyoideus (Fig. 20 *ep. hy*, Fig. 12 *ep. hy'*). Ein dünner Muskel. Er geht vom vorderen Rand des Episternums und der Clavicula zur zweiten Zungenbeinspange.

Innervation: dieselbe wie vorher.

6. M. longus colli s. basi-occipito-vertebralis. Ein ziemlich langer Muskel, welcher die ventrale Seite der Halswirbel deckt. Er entspringt von der ventralen und lateralen Fläche der zwölf vorderen Wirbelkörper sowie von den Hals- und vorderen Brustrippen, läuft entlang der Wirbelsäule kopfwärts und endet an

der Basis occipitis. An seiner dorsalen Seite verlaufen die metameren Spinalnerven, und er könnte dem M. intercostalis dorsalis longus und M. quadratus lumborum des Brust- und Lendenabschnittes gleich gestellt werden.

Innervation: Ventrale Aeste des I.—III. Halsnerven.

7. M. costo-cervicalis. Liegt lateral und dorsal vom vorigen, entspringt am vorderen Rand der ersten Sternalrippe, gibt einzelne Ansätze an die ventrale Fläche der Halsrippen und endet an der ventralen Fläche der dritten Halsrippe. Die Halsnerven sind an seiner ventralen Seite eingelagert, und so dürfte er dem M. intercostalis externus des Brustabschnittes homolog sein.

Innervation: Ventraler Ast des IV. Halsnerven.

Muskeln des Rückens (Fig. 21.)

Die Muskeln des Rückens lassen sich in zwei Schichten zerlegen, von denen die oberflächliche aus zwei breiten, der vorderen Extremität angehörigen Muskeln, nämlich aus den MM. cucullaris und latissimus dorsi besteht. Diese beiden Muskeln

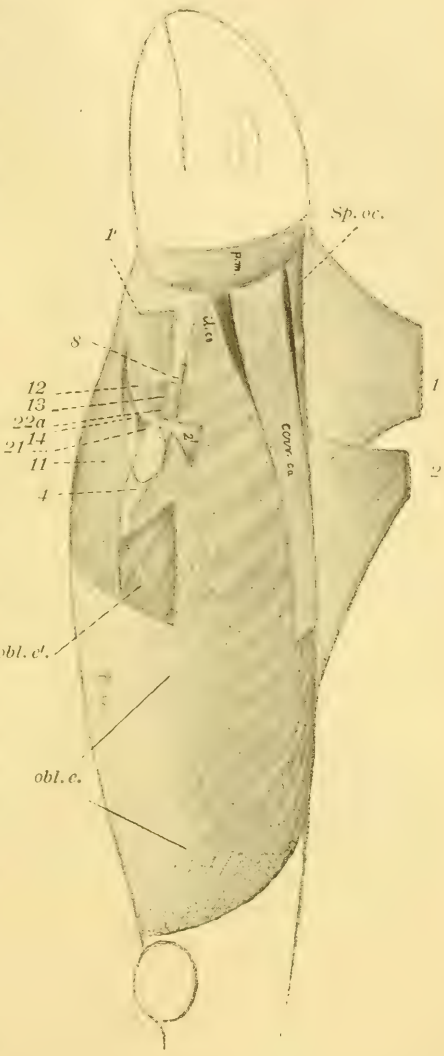


Fig. 21.

Rumpfmuskeln. Das Schulterblatt ist mitsammt dem Oberarm entfernt. Die arabischen Ziffern beziehen sich auf die betreffenden Muskeln. *p. m.* = Parieto-mandibularis, *sp. oc.* = Spino-occipitalis (Splenius), *cerv. ca.* = Longissimus, *il. co.* = Ileo-costalis, *R. abd.* = Rectus abdominalis, *obl. e.* = Obliquus abdominalis superficialis, *obl. e'.* = Obliquus abdominnlis profundis.

werden uns in einem späteren Capitel beschäftigen, und so sollen hier nur die Muskeln der zweiten Schichte behandelt werden.

Diese Schicht bildet in der Bauch-Lenden-Gegend eine metamer angeordnete, zusammenhängende Masse, welche sich caudalwärts ununterbrochen in diejenige des Schwanzes fortsetzt. Erst im oberen Theil der Brust und im Gebiet des Halses schwindet der metamere Charakter und die Selbständigkeit der einzelnen Muskeln tritt deutlicher zu Tage. Im allgemeinen kann man hier eine laterale und eine mediale Gruppe unterscheiden.

Die laterale Gruppe entspricht dem System des M. sacrospinalis, während die mediale den transverso-spinalen sowie den spinalen Muskeln gleich zu setzen ist.

A. Die laterale Gruppe zerfällt in den M. longissimus cervico-capitis und M. ileo-costalis cervicis:

1. M. longissimus cervico-capitis (*cerv. ca*). Dies ist der medial liegende von den beiden Muskeln; er bildet eine ziemlich breite Masse, welche kopfwärts aufsteigt, an dem Parietale und dem Squamosum unterhalb des Ursprungs des M. cucullaris sowie an den direct daran sich anschliessenden Processus transversi der Halswirbel endigt.

2. M. ileo-costalis cervicis (*il. co*). Dieser Muskel stellt eine etwas schwächere Portion dar, welche sich lateral an den vorhergehenden anschliesst und ihn zum Theil deckt. Er steigt in Gemeinschaft mit dem vorigen aufwärts, verliert allmählich seinen metameren Character und inserirt succesive an dem Ende der Processus transversi sowie an der Dorsalfläche resp. an der Aussenfläche der Halsrippen.

Innervation: RR. dorsales der Spinalnerven.

B. Die mediale Gruppe theilt sich in zwei Schichten.

1. Die oberflächliche Schicht besteht aus einem gut differenzirten Muskel, welcher von den Dornfortsätzen des VII. bis XII. Wirbels sowie mit drei Ursprungszacken von der tiefer liegenden spinalen Abtheilung entspringt, die Dornfortsätze der Halswirbel überspringt und schliesslich an das Parietale und Supraoccipitale sich ansetzt. Der Muskel zeigt in der Höhe des zweiten Drittels seiner Länge eine deutlich ausgeprägte sehnige Inscriptio. Ich möchte ihn M. spino-occipitalis (*Sp.oc*) nennen und dem M. splenius (M. spino-transversalis) der höheren Thiere homolog halten;

denn er bekommt seinen Nerven wie der letztere vom Dorsalast des N. cervicalis I.

Die tiefe Schicht besteht wieder aus zwei Unterabtheilungen, aus einer medialen und einer lateralen.

2. Die mediale Unterabtheilung kann man als die spinale bezeichnen. Die Muskelfasern entspringen von der lateralen Fläche sowie von der Basis der Dornfortsätze der hinteren Wirbel und setzen sich an die gleiche Stelle der vorderen Wirbel. Dieser Muskel wird im Gebiet der oberen Brustwirbel deutlich und erstreckt sich bis zum ersten Halswirbel. Am unteren Theil des Halses gehen von ihm drei accessorische Ursprünge zum M. spinooccipitalis ab.

3. Die laterale Unterabtheilung, M. semispinalis, entspringt mit Zacken von der Sacrospinalgruppe sowie auch von der Dorsalfläche der Querfortsätze der Wirbel und tritt zu der spinalen Gruppe. An einzelnen Stellen ist die Insertion der Fasern an der Basis der Processus spinosi deutlich zu erkennen, und dies gilt ganz besonders für die vordersten zwei Zacken, welche an den Neuralbögen des ersten sowie des zweiten Halswirbels ihre Endigung finden.

Innervation: Dorsaläste der N. N. spinales.

4. Als eine Unterabtheilung des M. spinalis kann ein kurzer aber kräftiger Muskel, M. rectus capitis posticus major s. occipitocervicalis lateralis der Autoren betrachtet werden. Er steigt vom Neuralbogen des ersten und zweiten Halswirbels etwas schräg zum Kopf auf und inserirt am Opisthoticum und zum kleinen Theil am Prooticum. Ich nenne ihn schlechthin M. occipitocervicalis.

Innervation: Dorsalast des N. cervicalis I.

Muskeln des Bauches.

Da die ventralen Bauchmuskeln der Hatteria wie diejenigen einiger anderer Reptilien von Maurer (199) sehr ausführlich behandelt worden sind, so gehe ich darauf nicht näher ein, sondern verweise auf die Arbeit des ebengenannten Autors.

Man kann folgende Bauchmuskeln unterscheiden;

1. Musculus obliquus externus.
2. „ intercostalis externus.
3. „ „ internus.

4. Musculus intercostalis ventralis.
5. „ obliquus internus.
6. „ transversus.
7. „ rectus.
8. „ quadratus lumborum.

1. M. obliquus externus (Fig. 21 *obl. e*). Er lässt sich in zwei Schichten zerlegen, von denen die erstere als M. obliquus externus superficialis und die zweite als profundus bezeichnet wird.

a) M. obliquus externus superficialis (*obl. e*). Ein breiter Muskel, welcher fast die ganze laterale Fläche des Rumpfes bedeckt. Er entspringt mit deutlich sichtbaren Zacken von der Aussenfläche der Processus uncinati sämmtlicher Bauchrippen und zum kleineren Theil am caudalen Abschnitt des Bauches von der Rückenfascie, verläuft dann schräg ventral-caudalwärts, erreicht den lateralen Rand des M. rectus und endet sehnig auf dessen vorderer Fläche. Ein Theil seiner Fasern endet aber auch an dem Tuberculum pubis sowie als Ligamentum pubo-ischiadicum auf der ventralen Fläche des Beckens.

b) M. obliquus externus profundus (*obl. e*). Er ist ähnlich gestaltet wie der vorige, entspringt auch ebenso und läuft gleichfalls schräg ventral und caudalwärts, erreicht die ventralen Bauchrippen, an denen ein Theil seiner Fasern inserirt, während ein anderer in die ventrale Aponeurose des M. rectus übergeht. Die weiter caudalwärts liegende Portion der Fasern findet ihr Ende am Tuberculum pubis sowie am Ligamentum pubo-ischiadicum.

Maurer hält denjenigen Muskel, welcher zwischen der letzten Hals- und der ersten Sternalrippe hinzieht, für die erste Ursprungszacke dieses Muskels. Mir scheint, dass jener Muskel anders zu deuten ist; denn er liegt in derselben Reihe wie der M. serratus superficialis, erhält wie dieser auch seinen Nerv vom Plexus brachialis. Die erste Zacke des M. obliquus externus profundus entspringt dagegen an der ersten Rumpfrippe und zwar am Ansatz jenes Muskels und des M. serratus superficialis, von welchen beiden sie durch eine quere sehnige Linie getrennt ist.

Die beiden Schichten des M. obliquus externus sind am kopfwärts liegenden Theil durch den zwischen sie eingelagerten M. pectoralis von einander deutlich abgesondert; schwanzwärts sind sie aber fest verwachsen, sodass die Ablösung der beiden Schichten, wie bereits Maurer betont hat, unmöglich ist.

2. M. intercostalis externus lässt sich in zwei Schichten eintheilen, in eine oberflächliche und eine tiefe. Die Fasern laufen von dorsal-kopfwärts nach ventral-schwanzwärts.

Die oberflächliche Schicht theilt sich wieder in drei Portionen.

a) Portio I entspringt vom caudalen Rand der Processus uncinati der II.—XV. Rumpf-Rippen und setzt sich an den cephalen Rand der nachfolgenden Rippen. Ihrer ganzen Form nach erinnert sie an ein Dreieck, dessen Basis am Processus uncinatus der vorhergehenden Rippe liegt.

b) Portio II entspringt an der Basis der Processus uncinati, überspringt eine oder selten auch zwei Rippen und inserirt am cephalen Rand der folgenden Rippen. Ausgebildet ist sie an den II.—VIII. Rippen.

c) Portio III liegt weiter ventralwärts als die vorige. Die Fasern entspringen vom caudalen Rand der VII.—X. Rippen, direct ventral von den Ansätzen der Portio II und inseriren an der lateralen Fläche der nächsten oder übernächsten Rippen, und zwar an der Stelle der ventralen Rippenknickung. Die Ursprungszacken dieser Portion greifen in die Ansätze der Portio II ein.

Die tiefe Schicht des M. intercostalis externus (Fig. 22 *ico. ext.*) ist am dorsalen Theil des Rumpfes am dicksten ausgebildet und bildet hier mit den Dorsalmuskeln eine fest zusammenhängende Masse, welche durch sehnige Septa in Metamere getheilt ist. Eine Trennung dieser beiden Muskelsysteme ist unmöglich, doch kann man die Doppelnatur daraus erkennen, dass die oberflächlichen, der Dorsalmuskulatur angehörigen Fasern von kopfwärts nach schwanzwärts gerade laufen und den Raum zwischen der Wirbelsäule und den Processus uncinati der Rippen ausfüllen, während die tieferen Fasern allmählich eine schräge Richtung, von dorso-cephal nach ventro-caudalwärts, einschlagen, sich zwischen je zwei Rippen ausspannen, ventralwärts bis zum ventralen Rippenwinkel ausdehnen und somit den Character der Mm. intercostales annehmen.

3. M. intercostalis internus setzt sich aus drei Portionen zusammen.

Portio I (Mm. intercostales dorsales longi Maurer) entspringt von der Vorderfläche der Rumpfwirbel mit entsprechenden Zacken; kopfwärts sind die Fasern mächtiger ausgebildet und hängen mit dem Ursprung des M. longus colli zusammen, während sie

am caudalen Theil, wo der M. quadratus lumborum auftritt, schwach und aponeurotisch werden. Sie laufen von dorso-caudal- nach ventro-cephalwärts, überspringen drei oder vier Rippen und inseriren an den Stellen der Rippen, wo aussen die Processus uncinati ausgehen. Sie bilden eine einheitliche continuirliche Schicht und sind nur am Ursprung getrennt.

Portio II, Mm. intercostales interni longi entspringt von der

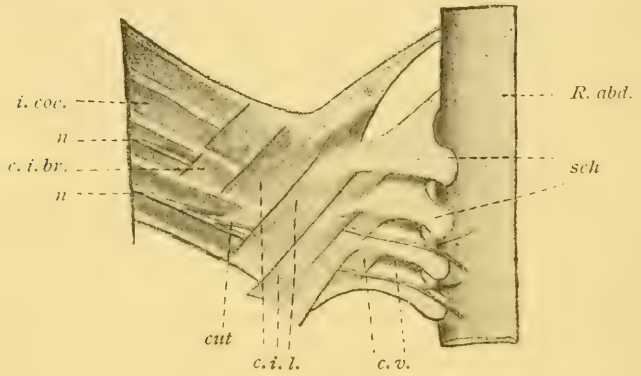


Fig. 22.

Intercostalmuskeln. *i. coe.* = Intercostalis externus brevis, *c. i. br.* = Intercostalis internus brevis, *c. i. l.* = Intercostales interni longi, *c.v.* = Intercostales ventralis, *n* = N. intercostalis, *cut* = Cutaneus abdominis lateralis.

Ansatzstelle der ersten und setzt dieselbe Faser-Richtung fort. Ihre Fasern überspringen eine Rippe und inseriren am caudalen Rand des knorpeligen Abschnitts der zweit oberen Rippe.

Portio III, Mm. intercostales interni breves (Fig. 22 *c. i. br.*) liegt, von der Portio II gedeckt, — von der Bauchhöhle aus gesehen —, ist mit ihr verwachsen und unterscheidet sich von ihr nur durch Faserlänge. Sie füllt nämlich den Zwischenraum zweier benachbarter Rippen aus.

4. Mm. intercostales ventrales (*c. v.*) sind Muskeln, welche zwischen den ventralen knorpeligen Abschnitten der Rippen sich ausspannen. Sie weisen ganz genau denselben Faserlauf wie die Mm. intercostales interni auf. Sie laufen nämlich von dorso-caudal nach ventro cephalwärts, haben aber eine andere Beziehung zu dem N. intercostalis. Während die Mm. intercostales interni den N. intercostalis an ihrer Aussenseite haben, kommt derselbe bei den Mm. intercostales ventrales an ihre innere, der Bauch-

höhle zugekehrte Seite zu liegen. Die beiden Mm. intercostales werden also durch den zwischen beiden ziehenden Nerven von einander geschieden.

Auch an diesen Muskeln kann man drei Portionen unterscheiden:

a) Portio I entspringt am vorderen Rand des ventralen knorpeligen Rippenwinkels und inserirt am hinteren Rand der nächst vorderen Rippe.

b) Portio II entspringt am oberen Rand des zweiten knorpeligen Abschnittes der Rippen und inserirt an der Basis des schaufelförmigen Fortsatzes der nächst vorderen Rippe.

c) Portio III zieht von der Spitze des schaufelförmigen Fortsatzes und vom vorderen Rand der einen zugehörigen ventralen Abdominalrippe zum hinteren Rand und zur Aussenfläche der nächst vorderen Rippe. Die medialen Fasern gesellen sich auch dem M. rectus zu.

An der ersten Sternalrippe geht dieses System in den Mm. costo-coracoideus und costo-scapulo-sternalis über; über dieselben siehe später!

5. M. obliquus internus entspringt an der Ansatzstelle des M. intercostalis dorsalis longus, läuft in gleicher Richtung wie dieser und endet in der Aponeurose, welche die dorsale Fläche des M. rectus überzieht. Im Bereich des Sternums findet seine Insertion lateral am Mm. sterno-coracoidei interni statt.

6. M. transversus entspringt an der gleichen Stelle wie der vorhergehende, läuft gerade horizontal und endet ebenfalls in der dorsalen Aponeurose des M. rectus und an der dorsalen Fläche des Sternum. Seine Endaponeurose an der letzteren Stelle hängt mit dem dorsalen Parietalgekröse fest zusammen, so dass in ihm der Vorläufer des Zwerchfells zu erblicken sein dürfte.

Die beiden Muskeln, sowohl der Obliquus internus, wie der Transversus werden caudalwärts schwächer, sodass ihre fleischige Masse schon an der letzten Rippe aufhört und nur durch die mit dem Bauchfell verschmolzene Aponeurose, welche noch caudalwärts bis zum Becken heranreicht, vertreten ist.

7. M. rectus (Fig. 21, 22 *R. abd.*) stellt eine in der ventralen Mittellinie des Bauches liegende in der Richtung der Längsachse des Körpers verlaufende Muskelmasse dar. Er entspringt an der caudalen Ecke des Sternum, läuft gerade caudalwärts und inserirt

an dem Tuberculum pubis sowie an der ventralen Fläche des Pubis und Ischium mit einer starken Aponeurose, Ligamentum pubo-ischiadicum. Er ist durch die in ihm eingebetteten Bauchrippen an der ventralen Fläche in deutliche Metameren eingetheilt. Zuschüsse bekommt er von der medialen Portion der Mm. intercostales ventrales (Portio III), deren Fasern schief in einer caudo-cephalen Richtung zu ihm aufsteigen und von einem sehr starken Fleischbündel, welches vom Tuberculum pubis aus schräg kopfwärts aufsteigt und von der dorsalen Seite her in ihn eintritt. Diese letztere Muskelmasse lässt sich etwa bis zur Höhe der fünften Rippe verfolgen.

8. M. quadratus lumborum. Als solchen lässt sich ein Fasersystem betrachten, welches eine ventrale Abtheilung der stark voluminösen indifferenten Intercostalmuskeln darstellt und welches von ihnen durch die zwischen beide austretenden metameren Lumbalnerven getrennt ist. Es sind wenigstens fünf metamere Faserbündel vorhanden, welche vom vorderen Rand des Processus transversus des Sacralwirbels, sowie von den darauf folgenden ventralen Myosepten der Intercostalmuskeln entspringen, ein wenig schräg von lateral-caudal- nach medial-cephalwärts laufen, und an der seitlich vorderen Fläche der fünf praesacralen Wirbel inseriren. Die einzelnen Faserbündel werden kopfwärts successive schwächer, bis sie endlich nicht mehr sichtbar sind. Ihre Ausbildung steht mit derjenigen des M. intercostalis dorsalis longus in einem alternirenden Verhältniss.

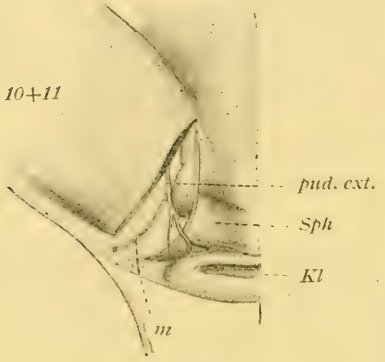


Fig. 23.

Muskeln und Nerven der Kloakengegend. Die Mm. puboischio-tibialis u. ischio-tibialis posticus sind am Ursprung abgeschnitten. *Sph* = Transversus perinei u. Sphincter cloacae, *Kl* = Kloake, *pud. ext.* = N. pudendus externus, *m* = Muskelast f. Coccygo-femoralis brevis.

Muskeln der Kloakengegend.

1. M. transversus perinei besteht aus querlaufenden Fasern, welche zwischen das caudale Ende des Ischium und die vordere

Kloakenlippe eingelagert sind. Die vordere, mächtigere (Fig. 23 *sph*) Portion entspringt von der Ursprungssehne des M. ischiotibialis posticus und inserirt an dem Ischium, sowie an dem in der ventralen Mittellinie liegenden knorpeligen Proc. hypoischiadicus. Die hintere Portion ist in der vorderen Kloakenlippe eingebettet, entspringt von der Fascie der Beugeseite des Oberschenkels und geht ohne Unterbrechung in der ventralen Mittellinie zur anderen Seite über. Sie kann als M. sphincter cloacae anterior bezeichnet werden.

2. M. sphincter cloacae (posterior) liegt in der hinteren Kloakenlippe eingebettet, entspringt auch von der Oberschenkelfascie und geht zu der anderen Seite über. Seine Fasern sind ebenfalls quer gerichtet.

3. M. compressor glandulae analis besteht aus longitudinal gerichteten Fasern, welche im Gebiet des Schwanzes z. Th. von der Fascie, z. Th. vom Septum zwischen den beiderseitigen Mm. coccygeoischiadici entspringen, nach vorn verlaufen, und nach Umwickelung der Glandula analis an der dorsalen Seite des knorpeligen Proc. hypischiadicus des Beckens enden.

Innervation: Nn. hämorrhoidales versorgen alle die genannten Muskeln.

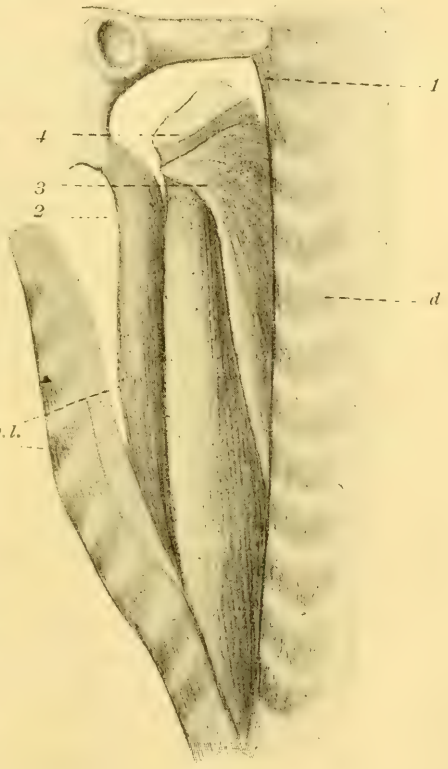


Fig. 24.
Schwanzmuskeln. *d* = dorsale, *v.l.* = ventro laterale.

Muskeln des Schwanzes (Fig. 24).

Diese Muskeln sind streng metamer angeordnet, weisen einen noch indifferenten Character auf und bilden eine zusammenhängende Masse, welche durch eine seitliche Furche in eine

dorsale und eine ventro-laterale Abtheilung zerlegt wird. An der Spitze des Schwanzes sind sie sehnig, kopfwärts dagegen nehmen die Muskelelemente immer mehr zu und in der Nähe des Beckens tritt die Schwanzmuskulatur in allernächste Beziehung zu den betreffenden Skelettheilen. Ueber die daraus resultirenden Modificationen vergl. die Muskeln der hinteren Extremität!

Muskeln der vorderen Extremität. Ueber Ursprung und Ansatz vergl. Fig. 5, 12, 13, 14.[1])

A. Muskeln, welche vom Rumpf zum Brustgürtel und zum Oberarm gehen.
- I. Schicht: 1. M. capiti-dorso-clavicularis.
  2. M. latissimus dorsi.
- II. Schicht: 3. M. levator scapulae.
  4. M. serratus superficialis.
  5. M. costo-sterno-scapularis.
  6. M. costo-coracoideus.
- III. Schicht: 7. M. serratus profundus.
- IV. Schicht: 8. M. collo-scapularis.

B. Muskeln an der dorsalen Seite des Sternums.
- 9. M. sterno-coracoideus internus superficialis.
- 10. M. „ „ „ profundus.

C. Muskeln, welche vom Brustgürtel zum Oberarm gehen.
- I. Schicht: 11. M. pectoralis.
  12. M. cleido-humeralis.
  13. M. dorsalis scapulae.
- II. Schicht: 14. M. supracoracoideus.
  15. M. coraco-brachialis.
  16. M. scapulo-humeralis profundus.
  17. M. „ „ posterior.
- III. Schicht: 18. M. subscapulo-coraco-brachialis.

D. Muskeln, welche vom Brustgürtel, resp. vom Oberarm zum Vorderarm gehen.
- I. Beugeseite: 19. M. coraco-antibrachialis.
  20. M. humero-antibrachialis medialis.
  21. M. „ „ lateralis.
- II. Streckseite: 22. M. anconaeus.

1) Die die Muskeln bezeichnenden arabischen Ziffern gelten auch für die betreffenden Figuren.

E. Muskeln des Vorderarmes.

I. Beugeseite:

a) oberflächliche Schicht:

23. M. flexor carpi radialis.
24. M. flexor digitorum communis profundus.
25. M. flexor carpi ulnaris.

b) tiefe Schicht:

26. M. pronator teres.
27. M. „ quadratus.

II. Streckseite:

a) oberflächliche Schicht:

28. M. supinator.
29. M. extensor carpi radialis brevis.
30. M. extensor digitorum communis longus.
31. M. extensor carpi ulnaris.
32. M. anconaeus quartus (richtiger quintus).

b) tiefe Schicht:

33. M. extensor carpi radialis longus.
34. M. abductor et extensor pollicis longus.

F. Muskeln der Hand.

I. Muskeln der Hohlhand.

a) I. Schicht:

35. M. flexor digitorum communis sublimis.
36. M. abductor digiti minimi.

b) II. Schicht:

37. Mm. lumbricales.

c) III. Schicht:

38. M. flexor pollicis.
39. M. abductor pollicis.
40. M. opponens digiti minimi.
41. M. abductor digiti minimi.
42. Mm. interossei volares.

II. Muskeln des Handrückens.

43. M. extensor digitorum communis brevis.
44. M. abductor pollicis brevis.
45. M. extensor „ „
46. Mm. interossei dorsales.

1. M. capiti-dorso-clavicularis s. cucullaris (Fig. 21) ist ein sehr breiter Muskel, welcher mit sammt dem M. latissimus

dorsi den grössten Theil der Rückenfläche des Körpers deckt. Er entspringt vom Parietale, Squamosum und Supraoccipitale sowie von der Halsfascie und den Processus spinosi der elf oberen Wirbel. Der cephale Theil der Fasern läuft schräg in der Richtung von kopf- nach bauch- und schwanzwärts, während die schwanzwärts daran sich anschliessende Portion beinahe horizontal von der dorsalen Seite zur ventralen gerichtet ist. Der ganze Muskel setzt sich an die Clavicula und zwar an deren oberen Rand. Die Theilung dieses Muskels in den M. capiti-dorso-clavicularis und M. episterno-cleido-mastoideus war in einem Fall nahe an der Ansatzstelle möglich, da nämlich eine kleine Spalte zwischen den beiden genannten Portionen deutlich ausgeprägt war.

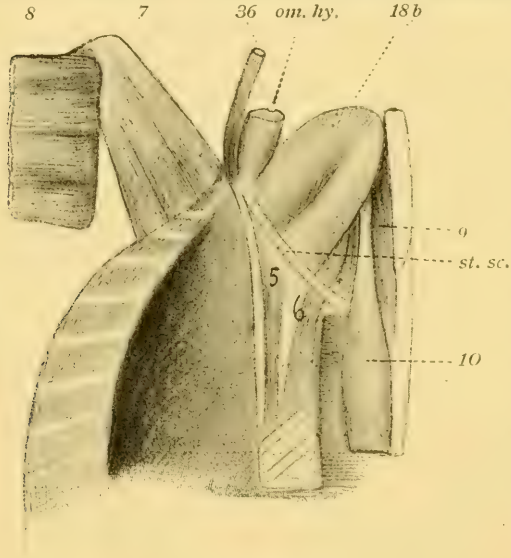


Fig. 25.
Muskeln an der Innenseite des Schultergürtels und Brustbeins. *st. sc.* = Lig. sterno-scapulare internum, *om. hy.* = M. omo-hyoideus.

Innervation: N. accessorius sowie N. cervicalis IV, V u. VI.

2. M. latissimus dorsi s. dorso-humeralis (Fig. 21, 26) ist ebenfalls ein sehr breiter dünner Muskel, entspringt von den Processus spinosi des fünften bis siebzehnten Wirbels. Die obere Portion läuft schräg von cephal-dorsalwärts nach caudo-ventralwärts, die mittlere dagegen beinahe horizontal in der dorso-ventralen Richtung und geht allmählich in die untere über, welche von caudo-dorsalwärts nach cephalo-ventralwärts ein wenig aufsteigt. Der Ansatz findet statt am Oberarm und zwar an der Hinterfläche des proximalen Theiles, unterhalb des Ansatzes des M. scapulo-humeralis profundus.

Innervation: N. latissimus dorsi aus dem N. brachialis longus superior.

3. M. levator scapulae s. collo-scapularis ist ein ziemlich langer Muskel, welcher distal in zwei schlanke Bäuche getheilt wird, nämlich in den dorsalen Bauch: M. collo-scapularis und in den ventralen: M. collo-clavicularis.

a) Der dorsale Bauch, M. collo-scapularis entspringt von dem Seitentheil des zweiten Halswirbels und inserirt an der oberen Ecke sowie am medialen Rand der dorsalen Fläche der knorpeligen Scapula. Er wird innervirt vom N. cervicalis VI.

b) Der ventrale Bauch, M. collo-clavicularis (Fig. 25) hat einen gemeinsamen Ursprung wie der laterale, inserirt aber an dem dorsalen Ende der Clavicula und wird innervirt vom N. cervicalis IV und V.

4. M. serratus superficialis s. thoraci-scapularis superficialis, Fürbringer (Fig. 21, 26) entspringt mit zwei getrennten Zacken von den ersten zwei Sternalrippen und zwar vom zweiten Abschnitt derselben. Die erste Zacke ist mit einer gleichen des M. obliquus abdominis profundus verbunden, während die zweite zwischen zwei getrennten Portionen des genannten Muskels eingreift. Der Muskel läuft schräg kopfwärts und setzt sich an den unteren Rand sowohl der knöchernen wie der knorpeligen Scapula.

Innervation: R. thoracicus des N. cervicalis VII.

Als einen Theil dieses Muskels dürfte wohl ein Muskelbündel betrachtet werden, welcher sich zwischen der letzten Hals- und der ersten Sternalrippe ausspannt und welcher nach Maurer dem Obliquus abdominis zugehört.

5. M. costo-sterno-scapularis (Fig. 25) liegt in der Tiefe der Achselhöhle, lateral vom Sternum und wird bei gehobenem Arm sichtbar. Er entspringt von der ventralen Fläche der ersten Sternalrippe, läuft parallel dem Sternum kopfwärts und inserirt am Ligamentum sterno-scapulare-internum [1]) (*st. sc.*).

Innervation: R. costo-sterno-scapularis aus dem N. cervicalis IX.

6. M. costo-coracoideus (Fig. 25) entspringt gleichfalls von der ersten Sternalrippe, aber medial von dem Ursprung des

1) Das Ligamentum sterno-scapulare-internum spannt sich zwischen dem Seitenrand der Innenfläche des Sternum und zwischen dem vorderen Punkt der Innenfläche der Scapula aus.

vorigen Muskels, steigt über die Coracoidfurche des Sternums kopfwärts und setzt sich an den caudalen Theil der Dorsalfläche des Coracoid in Gemeinschaft mit dem Ansatz des weiter unten zu erwähnenden M. sterno-coracoides internus superficialis.

Innervation: R. costo-coracoides aus dem N. cervicalis VIII.

Der von Fürbringer als M. costo-coracoideus s. sterno-costo-scapularis bezeichnete Muskel entspricht der Beschreibung nach dem von mir so genannten M. costo-sterno-scapularis (5) der Hatteria, während der eigentliche M. costocoracoideus dieses Thieres aber von ihm bei keinen Reptilien beobachtet worden zu sein scheint.

7. M. serratus profundus s. collo-thoraci scapularis, Fürbringer (Fig. 25) ist ein dünner platter Muskel und liegt dorsalwärts vom M. serratus superficialis, entspringt mit drei Zacken von den zwei unteren Halsrippen und von der ersten Brustrippe. Seine Fasern sind schräg dorso-cephalwärts gerichtet, und der Ansatz findet statt an der costalen Fläche der knorpeligen Scapula, nahe an der Grenze der knöchernen Scapula.

Innervation: R. thoracicus des N. cervicalis VI und VII.

8. M. collo-scapularis (Fig. 25 + 21) ist ebenfalls ein dünner Muskel von ähnlichem Faserlauf.

Ursprung: Ausschliesslich vier untere Halsrippen.

Ansatz: Medialer Rand der costalen Fläche der knorpeligen Scapula.

Innervation: R. thorac. des N. cervicalis V und VI.

Dieser Muskel wird von Fürbringer als die tiefe Schicht des vorigen bezeichnet, ich halte es jedoch für naturgemäss, ihn besonders zu benennen, weil er in der That von dem vorhergehenden Muskel sehr leicht und deutlich abzupräpariren ist.

9. M. sterno-coracoideus internus superficialis, Fürbringer (Fig. 25) liegt an der dorsalen Seite des Sternalapparates und entspringt von der Innenfläche des Sternum und zwar von dem ganzen caudalen Umfang der Coracoidfurche. Der Muskel steigt kopfwärts fast gerade auf und inserirt an der dorsalen Fläche des Coracoid nahe am medialen Rand, die Ansatzlinie entspricht einem Theil der Ursprungslinie des M. supracoracoideus an der ventralen Fläche des Coracoid.

Innervation: R. sterno-coracoideus aus d. N. cervicalis VIII.

10. M. sterno-coracoideus internus profundus, Fürbringer (Fig. 25) ist ein schlanker Muskel, entspringt an der dorsalen Fläche des caudalen Abschnittes des Sternum, medial von dem Ansatz des M. transversus abdominis, läuft fast gerade aufwärts und inserirt an einem Punkt des Coracoid direct oberhalb des Ansatzes des vorhergehenden Muskels.

Innervation: R. sterno-coracoideus aus dem N. cervicalis VIII.

11. M. pectoralis (Fig. 21). Ein sehr breiter mächtiger Muskel, welcher die ganze ventrale Fläche der Brustwand sowie zwei Drittel der vorderen Bauchwand bedeckt, entspringt von der äusseren Fläche von Clavicula, Episternum, Sternum sowie der Bauchrippen; demnach kann man vier Portionen der Fasern unterscheiden nämlich:

1. eine claviculare
2. eine episternale
3. eine sternale
4. eine abdominale

} Portion.

Die einzelnen Portionen unterscheiden sich von

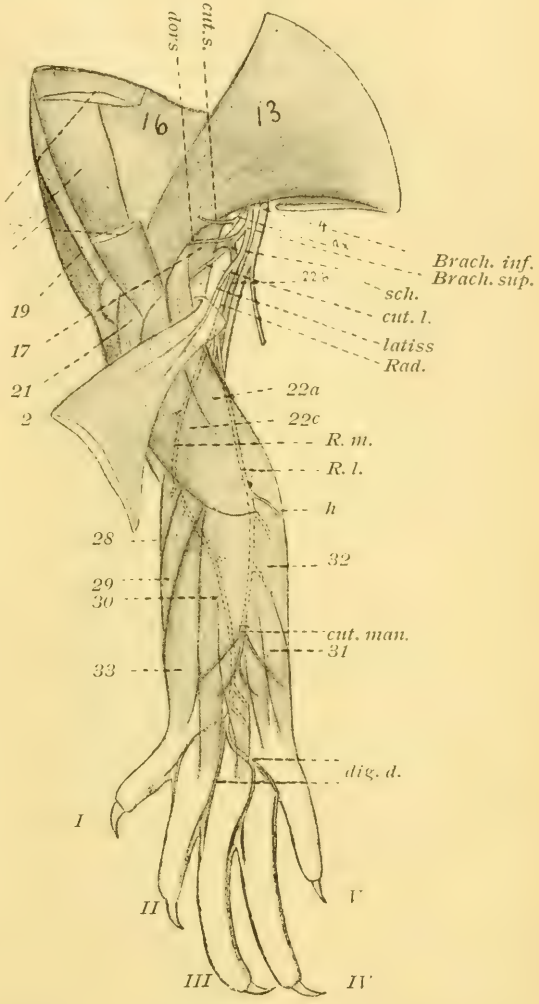


Fig. 26.
Muskeln und Nerven der vorderen Extremität, Streckseite. *Brach. sup.* = N. brachialis superior, *Brach. inf.* = N. brach. inferior, *ax* = Axillaris, *cut. s.* = Cutanei brachii superiores laterales, *dors.* = Dorsalis scapulae, *sc. h.* = Scapulo-humeralis, *cut. l.* = Cutaneus brachii et antebrachii lateralis, *latiss* = Latissimus dorsi, *Rad* = Radialis, *R. m.* = Radialis medialis, *R. l.* = Radialis lateralis, *cut. man.* = Cutaneus manus dorsalis, *dig. d.* = Digitalis dorsalis.
Die arabischen Ziffern bezeichnen die betreffenden Muskeln.

einander durch den Faserverlauf. Die Fasern der clavicularen wie der oberen episternalen Portion laufen lateral abwärts, die der unteren episternalen und der sternalen beinahe horizontal und die der abdominalen schräg aufwärts lateral. Alle Fasern convergiren gegen den proximalen Teil des Oberarmes und setzen sich gemeinsam an den Processus lateralis humeri.

Innervation: N. N. pectorales.

12. M. cleïdo-humeralis s. Deltoides clavicularis, Fürbringer (Fig. 21, 26); Musc. claviculo-brachialis, Günther. Der Muskel liegt zwischen dem vorhergehenden M. pectoralis major und dem folgenden M. dorsalis scapulae, entspringt von der äusseren Fläche des grossen lateralen Theiles der Clavicula, verläuft ein wenig schräg caudalwärts und setzt sich mit convergirenden Fasern an den proximalen Theil des Oberarmes lateral vom Processus lateralis humeri.

Innervation: Endast des N. dorsalis scapulae.

13. M. dorsalis scapulae s. Deltoides scapularis, Fürbringer (Fig. 21, 26); M. deltoideus, Günther. Ein ziemlich breiter Muskel. Entspringt von der dorsalen Fläche der knorpeligen Scapula nahe am medialen Rand und wird hier von dem lateralen Theil des M. levator scapulae zum Theil bedeckt. Er verläuft dann ventralwärts in fast horizontaler Richtung und inserirt an der lateralen Seite der Basis processus lateralis humeri. Am Ansatz wird er vom M. cleido-humeralis überlagert.

Innervation: N. dorsalis scapulae.

14. M. supracoracoideus, Fürbringer (Fig. 21, 26); M. coraco-brachialis anterior, Günther. Der Muskel liegt vom M. pectoralis und cleido-humeralis bedeckt. An ihm kann man eine oberflächliche und eine tiefe Portion unterscheiden.

a) Die oberflächliche Portion stellt einen sehr schwachen kleinen Muskel dar, entspringt vom Coracoid, nahe am mediocephalen Winkel, verläuft schräg caudal- und lateralwärts und setzt sich an den Processus lateralis humeri.

b) Die tiefe Portion bildet eine sehr mächtige Muskelmasse, welche beinahe von der ganzen Aussenfläche des Coracoid entspringt, lateral- und caudalwärts verläuft und an dem Processus lateralis humeri sowie an der medial-vorderen Fläche des proximalen Zweidrittels des Humerus inserirt.

Innervation: N. supracoracoideus u. N. coraco-brachialis.

15. M. coraco-brachialis (Fig. 27, 29); M. coraco-brachialis longus, Fürbringer; M. coraco-brachialis inferior, Günther. Dieser Muskel war bald mit dem M. supracoracoideus fest verschmolzen, bald von ihm ziemlich deutlich getrennt, zumal der N. coraco-brachialis zwischen beiden Muskeln hindurch trat. Er entspringt vom caudalen Winkel des Coracoid und inserirt nach einem ziemlich langen schrägen Verlauf an die mediale vordere Fläche des distalen Drittels des Humerus.

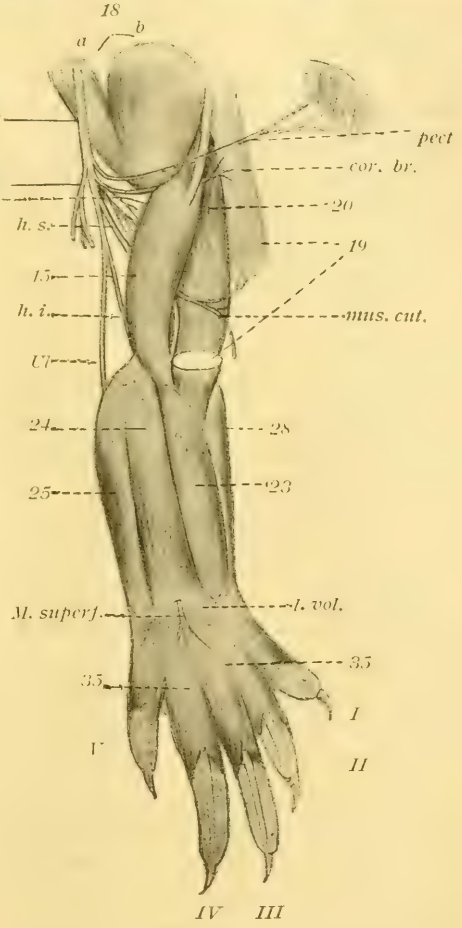


Fig. 27.
Muskeln und Nerven der vorderen Extremität, Beugeseite. *Brach. inf.* = N. brachialis inferior, *Ul* = Ulnaris, *M. superf.* = Medianus superficialis, *pect* = Pectoralis, *cor. br.* = Coraco-brachialis, *cor. br'* = Nervuli coraco-brachiales, *cut. m.* = Cutaneus bracchii et antebrachii medialis, *musc. cut.* = Musculo-cutaneus, *l. vol.* = Ligamentum carpi volare.

Innervation: N. coraco-brachialis.

Der von Fürbringer (103) als M. coraco-brachialis brevis bezeichnete Theil bildet eine fest zusammenhängende Muskelmasse mit dem vorhergehenden M. supracoracoideus und war durch den N. coraco-brachialis, welcher sich in der Gesammtmasse verästelte, nur durchbrochen.

16. M. scapulo-humeralis profundus, Fürbringer (Fig. 26). Ein ziemlich kräftiger Muskel, welcher vom M.

cleido-humeralis überlagert ist und sich ventral an den M. supracoracoideus und dorsal an den M. teres grenzt, entspringt nahe am cephalen Rand der knöchernen Scapula sowie an dem daran sich anschliessenden Theil des Coracoid und setzt sich an den radial-hinteren Theil des proximalen Humerusendes.

Innervation: N. scapulo-humeralis aus dem N. dorsalis scapulae.

17. M. scapulo-humeralis posterior s. teres major, Fürbringer (Fig. 26). Der Muskel schliesst sich an den vorhergehenden an, liegt dorsalwärts von ihm und wird vom M. dorsalis scapulae bedeckt. Er nimmt seinen Ursprung weiter dorsal als der vorhergehende Muskel, jedoch gleichfalls von der knöchernen Scapula und inserirt an der Streckseite des proximalen Theiles des Humerus, nahe am Processus medialis humeri.

Innervation: N. scapulo-humeralis aus dem N. dorsalis scapulae.

18. M. subscapulo-coraco-brachialis (Fig. 25, 27); M. subcoraco-scapularis, Fürbringer. Ein grosser kräftiger Muskel, entspringt mit zwei Köpfen vom Coracoid sowie von der Scapula.

a) Das Caput scapulare entspringt am caudalen Rande der knöchernen Scapula etwas ventral vom Ansatz des M. serratus superficialis.

b) Das Caput coracoides ist sehr mächtig und doppelt gefiedert. Es nimmt seinen Ursprung von der ganzen dorsalen Fläche des Coracoid mit Ausnahme des medialen und caudalen Randes. Beide Köpfe vereinigen sich nahe an ihrer Insertion, welche am Processus medialis humeri proximal vom Caput mediale des M. anconaeus stattfindet. Der Muskel verstärkt die dorsale Kapselwand des Schultergelenkes.

Innervation: N. subscapulo-coraca-brachialis, und das Caput coracoides bekommt ausserdem noch einen Ast aus dem N. coraco-brachialis.

19. M. coraco-antibrachialis, Fürbringer (Fig. 26, 27, 29, 30); M. biceps brachii, Günther. Ein langer kräftiger Muskel, welcher an beiden Enden fleischig und in der Mitte sehnig ist. Er entspringt neben dem Ursprung des M. supracoracoides am medialen Rande des Coracoid, läuft schräg lateralabwärts, wird in der Gegend des Schultergelenkes sehnig und am

Oberarm stark fleischig. Die Insertion findet statt am proximalen Ende des Radius und der Ulna sowie an der Ellbogenkapsel.

Innervation: Die proximale Hälfte des Muskels wird vom N. coraco-brachialis versorgt und die distale vom N. musculo-cutaneus.

20. M. humero-antibrachialis medialis (Fig. 27, 29, 30); M. humero-antibrachialis inferior, Fürbringer; M. brachialis internus, Günther. Entspringt fast von der ganzen Beugefläche des Humerus bis zum Ellbogengelenk und setzt sich, mit dem Ansatztheil des M. coraco-antibrachialis vereinigt, an das proximale Ende des Radius und der Ulna. Ausserdem giebt er eine Anzahl der Ansatzfasern an die Gelenkkapsel des Ellbogens ab.

Innervation: N. humero-antibrachialis aus dem N. musculo-cutaneus.

21. M. humero-antibrachialis lateralis (Fig. 21, 26). The outer Muscle, Günther. Ein schwacher Muskel und liegt an der radialen Seite des vorhergehenden Muskels, entspringt von der Basis des Processus lateralis humeri sowie von der Endsehne des M. scapulo-humeralis profundus und von dem Ligamentum scapulo-humerale [1]) und strahlt in die radiale Vorderarmfascie aus, gleichsam Lacertus fibrosus bildend.

Innervation: N. musculo-cutaneus.

22. M. anconaeus, Fürbringer (Fig. 21, 26); Musc. triceps, Günther. Der Streckmuskel des Oberarmes setzt sich aus vier Köpfen zusammen.

Diese sind:

a) Caput scapulare;
b) Caput coracoideum;
c) Caput humerale laterale;
d) Caput humerale mediale.

a) Caput scapulare entspringt mit einer schlanken Sehne sowohl vom Ligamentum scapulo-humerale wie von der Scapula dorsal von der Gelenkpfanne zwischen den Ursprungsstellen des M. scapulo-humeralis profundus und posterior, steigt fast gerade herab und vereinigt sich etwa in der Mitte des Oberarmes mit dem Caput coracoideum.

1) D. i. ein Band, welches von der Tuberositas acromialis zum Proc. lateralis humeri schräg herabzieht.

b) Caput coracoideum entspringt mit einer sehr dünnen Sehne von einem Punkt am caudalen Winkel der Innenfläche des Coracoid und steigt schräg lateral abwärts.

c) Caput humerale laterale entspringt an der lateralen Seite des ganzen Humerusschaftes und vereinigt sich nahe am distalen Ende des letzteren mit den beiden oben genannten Köpfen.

d) Caput humerale mediale entspringt an der medialen Seite des Humerus, unterhalb des Processus medialis humeri bis zur Ellbogenkapsel und tritt zu den anderen Köpfen hinzu.

Die gesammte Muskelmasse setzt sich an die hintere Kapsel des Ellbogengelenkes sowie an das Olecranon und den proximalen Theil der Ulna. Es kann daher ein als M. subanconaeus zu bezeichnender Theil, der hauptsächlich an der Gelenkkapsel endet, unterschieden werden.

Innervation: RR. anconaei des N. radialis superficialis.

23. M. flexor carpi radialis (Fig. 27, 29); M. epitrochleocarpalis radialis, Fürbringer; M. flexor carpi radialis, Günther, liegt mit der Hauptmasse an der radialen Seite des Vorderarmes, nur am Ursprung von dem folgenden M. flexor digitorum communis profundus ein wenig gedeckt. Er entspringt von dem Epicondylus ulnaris humeri sowie von der Ellbogenkapsel, kreuzt den Vorderarm in schiefer Richtung und inserirt an dem distalen Ende des Radius sowie an der Kapsel des Handgelenkes bis Radiale.

Innervation: N. medianus superficialis u. N. humeralis anterior.

24. M. flexor digitorum communis profundus (Fig. 27, 29); M. epitrochleo-ulno-digitalis, Fürbringer; M. flexor digitorum profundus, Günther. Der Muskel bildet eine voluminöse Masse, welche einen grossen Theil der Beugeseite des Vorderarmes deckt. Er hat drei Ursprünge:

a) Der oberflächliche grösste Theil entspringt von dem Epicondylus ulnaris humeri sowie von der Ellbogenkapsel und wird an der Handwurzel tendinös.

b) Der tiefe Theil (M. radio-digitalis s. flexor profundus, Fürbringer) entspringt von der vorderen Seite der Ulna, nicht aber vom Radius und gesellt sich in der Gegend des Handgelenks dem ersten Theil zu.

c) Der dritte kleinste accessorische Kopf entspringt von der volaren Fläche des Ulnare und der Basis des Metacarpale V und tritt an die Hauptmasse des Muskels von der dorsalen Seite her.

Die gesammte Muskelmasse liegt unter dem Ligamentum carpi volare (*l. vol.*) und bildet eine fächerförmige Ausbreitung, welche distal in fünf Zipfel zerfällt, die zu den fünf Fingern gehen. Dabei werden sie von dem M. flexor digitorum communis sublimis überlagert, welcher für sie ein Chiasma tendineum bildet. Sie treten also durch das Chiasma und gelangen an die Endphalanx, um hier ihre Ansätze zu finden. Ihre Endsehnen sind auch durch einige Retinacula tendinea an den Knochen befestigt.

Innervation: N. medianus superficialis.

25. M. flexor carpi ulnaris (Fig. 27); M. epitrochleocarpalis ulnaris, Fürbringer; M. flexor carpi ulnaris, Günther. Entspringt nahe an der Spitze des Epicondylus ulnaris humeri und von der Ellbogenkapsel, geht entlang des ulnaren Randes des Vorderarmes und setzt sich an die ulnare Seite der Ulna bis zum distalen Ende und an das Pisiforme.

Innervation: N. ulnaris.

26. M. pronator teres (Fig. 29, 30); M. epitrochleoradialis, Fürbringer; M. pronator teres, Günther. Der Muskel bildet mit dem tiefen Kopf des M. flexor digitorum communis profundus die zweite Schicht, entspringt von der Spitze des Epicondylus ulnaris humeri sowie von der Ellbogenkapsel und setzt sich an die ulnare Seite des Radius an dessen obere Hälfte.

Innervation: N. medianus profundus.

27. M. pronator quadratus (Fig. 29, 30); M. ulnoradialis, Fürbringer, bildet eigentlich die dritte Schicht der Beugemuskeln des Vorderarmes, entspringt fast von der ganzen radialen Seite der Ulna und inserirt nach einem ein wenig abwärts schräg gerichteten Verlauf an der distalen Hälfte des Radius und an dem Radiale.

Innervation: N. medianus profundus.

28. M. supinator (Fig. 26, 27, 28); M. epicondylo-radialis, Fürbringer; M. supinator longus, Günther. Liegt im Anschluss des M. flexor carpi radialis an der radialen Seite des Vorderarmes, entspringt von der radialen Fläche des Epicondylus

radialis humeri, sowie von der Ellbogenkapsel und inserirt an der radialen Seite des Radius bis zum distalen Ende desselben.

Innervation: N. radialis profundus.

29. M. extensor carpi radialis brevis (Fig. 26, 28). Entspringt in Gemeinschaft mit dem vorigen Muskel von der Spitze des

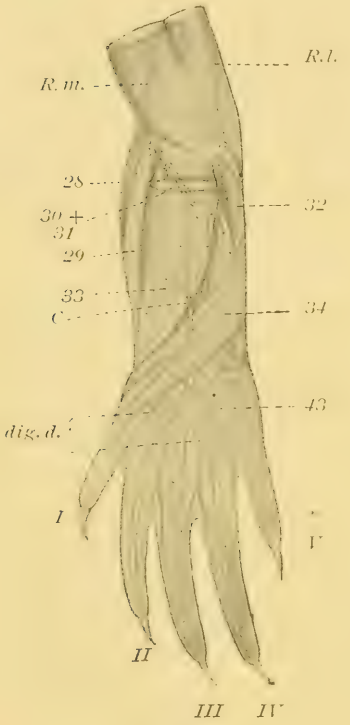


Fig. 28.
Muskeln und Nerven des Vorderarmes u. der Hand, Streckseite. *R. m.* = Radialis medialis, *R. l.* = R. lateralis, *dig. d.* = Digitales dorsales.

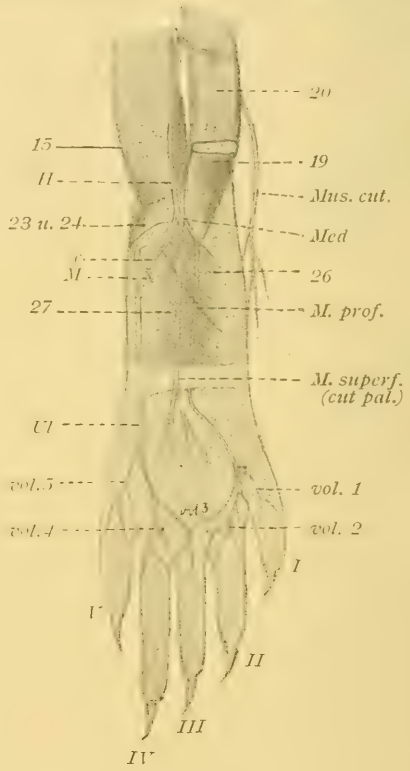


Fig. 29.
Muskeln und Nerven des Vorderarmes und der Hand. *Med* = Medianus, *Ul* = Ulnaris, *H* = Humeralis, *Musc. cut.* = Musculo-cutaneus, *c* = Ramus communicans cum n. ulnare, *M* = Muskelast für d. M. flexor digitorum profundus, *M. prof.* = Medianus profundus, *M. superf.* = Medianus superficialis, *vol. 1—5* = Digitales volares 1—5.

Epicondylus radialis humeri und von der Ellbogenkapsel, trennt sich in der Mitte des Vorderarmes von ihm und löst sich in eine Aponeurose, welche an dem proximalen Ende des Metacarpus I ansitzt.

Innervation: N. radialis profundus.

30. M. extensor digitorum communis longus, Günther (Fig. 26, 28); M. epicondylo-metacarpalis medius, Fürbringer. Der Ursprung ist derselbe wie bei dem vorhergehenden Muskel, steigt in der Mitte der Streckseite des Vorderarmes abwärts, spaltet sich am Handrücken in vier Sehnenzipfel und inserirt je an der ulnaren Seite der Basis des ersten bis vierten Metacarpus.

Innervation: N. radialis medialis, sowie auch lateralis.

31. M. extensor carpi ulnaris, Günther (Fig. 26, 28); M. epicondylo-metacarpalis ulnaris Fürbringer. Entspringt an der gemeinschaftlichen Stelle wie der vorige, nämlich von der Spitze des Epicondylus radialis und der Ellbogenkapsel und trennt sich am distalen Ende des Vorderarmes von dem letzteren, um sich dann an das distale Ende der Ulna, des Pisiforme, an die ulnare Seite des Metacarpus V. bis an das Metacarpophalangealgelenk anzusetzen.

Innervation: N. radialis superficialis.

32. M. anconaeus quartus (richtiger quintus) (Fig. 26, 28); M. anconaeus quartus or extensor carpi-ulnaris, Günther. Liegt vom M. carpi ulnaris zum Theil gedeckt, entspringt auch von der gleichen Stelle wie der letztere und setzt sich an die proximale Hälfte der Ulna sowie an das Fascienblatt an der ulnaren Seite des Vorderarmes.

Innervation: N. radialis superficialis.

33. M. extensor carpi radialis longus (Fig. 26, 28); M. epicondylo-carpalis radialis, Fürbringer; M. extensor carpi radialis longus und brevis, Günther. Der Muskel bildet eine gewaltige Masse und macht den grössten Theil der zweiten Muskelschicht des Vorderarmes aus. Er entspringt vom Epicondylus radialis humeri unterhalb der Ursprünge der oberflächlichen Streckmuskeln und von der Ellbogenkapsel, läuft ein wenig radialwärts und setzt sich hauptsächlich an das distale Ende des Radius an. Die sehnige Fortsetzung geht aber auch zum Radiale, zugleich das Kapselband des Handgelenkes verstärkend.

Innervation: N. radialis lateralis und medialis.

34. M. abductor et extensor pollicis longus (Fig. 28); M. ulno-pollicicalis, Fürbringer. Entspringt von der äusseren Seite der Ulna, etwa von der Mitte distal bis zur Gelenkkapsel des Handgelenkes, sowie vom Ligamentum intermusculare laterale

des Vorderarmes, läuft schräg distal- radialwärts, kreuzt daher die Längsachse des Vorderarmes in schiefer Richtung und findet seinen Ansatz an der radialen Kapsel des Handgelenkes (Abductur), sowie an der Dorsalaponeurose des ersten Fingers (Extensor).

Innervation: N. radialis superficialis.

35. M. flexor digitorum communis sublimis (Fig. 27); M. carpo-digitalis ventralis communis, Fürbringer. Ein kleiner Muskel, welcher vom Ligamentum carpi volare proprium entspringt und nach der Theilung in fünf Zipfeln zu den fünf Fingern geht, und zwar

der I. Zipfel inserirt an der Basis der Endphalanx des I. Fingers,
der II. „ „ „ „ „ „ Phalanx II des II. „
„ III. „ „ „ „ „ „ „ II „ III. „
„ IV. „ „ „ „ „ „ „ III „ IV. „
„ V. „ „ „ „ „ „ „ II „ V. „

Jeder Zipfel spaltet sich am Ansatz in zwei Schenkel und bildet das Chiasma tendinum, durch welches die Sehne des Muse. flexor digitorum communis profundus austritt.

Innervation: Rami superficiales des N. medianus und N. ulnaris.

36. M. abductor digiti minimi. Dieser Muskel liegt an der ulno-volaren Seite des fünften Fingers, entspringt von der Sehne des M. flexor carpi ulnaris sowie vom Pisiforme und setzt sich an die ulnare Seite der ersten Phalanx des fünften Fingers.

Innervation: R. volaris I des N. ulnaris.

37. Mm. lumbricales (Fig. 30); M. tendini digitales, Fürbringer. Es sind deren fünf Muskeln vorhanden und alle entspringen von der gemeinschaftlichen Sehne des M. flexor digitorum communis profundus, sowohl von der ventralen wie der dorsalen Seite der Sehne.

Der erste Lumbricalis geht entlang der radialen Seite der zweiten Sehne des genannten Muskels zur radialen Seite des zweiten Fingers, wo selbst er theils an der Grundphalanx endet, theils dorsalwärts sich wendet und zur Dorsalaponeurose des betreffenden Fingers übergeht.

Der zweite Lumbricalis läuft zwischen der zweiten und dritten Sehne des M. flexor digitorum communis profundus zur radialen Seite des dritten Fingers.

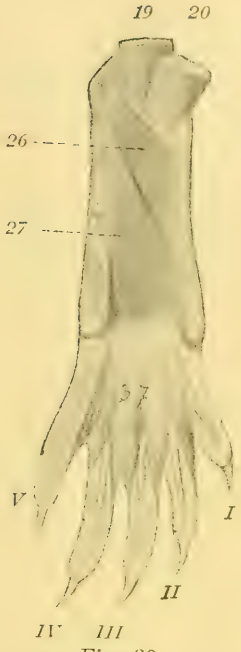


Fig. 30.
Tiefe Schicht der Vorderarmmuskeln (Beugeseite).

Der dritte Lumbricalis geht entlang der dritten Sehne des genannten Muskels zur ulnaren Seite des dritten Fingers.

Der vierte Lumbricalis zieht entlang der vierten Sehne zur radialen Seite des vierten Fingers.

Der fünfte Muskel endlich geht zur radialen Seite des fünften Fingers.

Die Endigungen aller vier Lumbricales weisen genau dasselbe Verhalten auf, wie schon beim ersten Lumbricalis beschrieben ist.

Innervation: Rami superficiales aus dem N. medianus und ulnaris.

38. M. flexor pollicis (Fig. 32); M. carpo-pollicialis, Fürbringer. Der Muskel entspringt vom Radiale und von der Basis des Metacarpus I, sowie von der Kapsel des zwischen beiden Knochen bestehenden Gelenkes, und setzt sich an die Basis der Grundphalanx des ersten Fingers, und zwar an dessen radiale Seite an.

Innervation: R. volaris I des N. medianus.

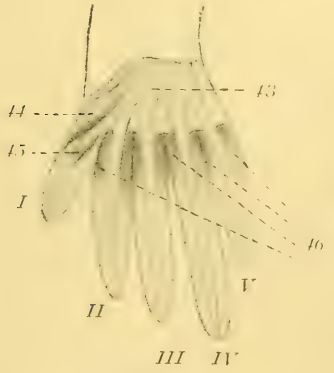


Fig. 31.
Dorsale Handmuskeln.

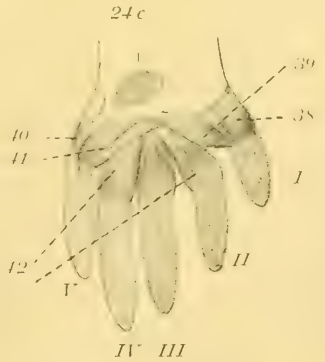


Fig. 32.
Volare Handmuskeln.

39. M. adductur pollicis (Fig. 32). Dieser Muskel zerfällt in zwei Theile, in ein Caput longum und breve. Das Caput

longum entspringt von der Basis des dritten Metacarpus sowie von dem Carpale IV der distalen Reihe, während das Caput breve von der radialen Seite der Basis des zweiten Metacarpus seinen Ursprung nimmt. Die beiden Köpfe inseriren dann an der ulnaren Seite der Grundphalanx des ersten Fingers.

Innervation: R. volaris I des N. medianus.

40. M. opponens digiti minimi (Fig. 32); M. carpo digitalis ulnaris, Fürbringer. Ein rudimentärer Muskel, welcher am Pisiforme entspringt und an der ulnaren Seite des fünften Metacarpus inserirt.

Innervation: R. volaris I des N. ulnaris.

41. M. adductor digiti minimi (Fig. 32). Der Muskel bildet eine verhältnissmässig breite Masse und entspringt von der Bandmasse in der Gegend der Basis des vierten und fünften Metacarpus und inserirt an der Basis der Grundphalanx des fünften Fingers, und zwar sowohl an der volaren wie der radialen Seite derselben.

Innervation: R. volaris I des N. ulnaris.

42. Mm. interossei volares (Fig. 32). Im Ganzen sind drei Muskeln vorhanden. Sie entspringen von der Basis des dritten und des vierten Metacarpus, sowie von der Bandmasse in der Gegend. Der erste setzt sich an die volare und die ulnare Seite der Grundphalanx des zweiten, der zweite an diejenige des dritten und der dritte endlich an die des vierten Fingers an. Sie wirken als Flexoren.

Innervation: Rami volares des N. medianus und ulnaris.

43. M. extensor digitorum communis brevis (Fig. 28, 31); M. carpo digitalis dorsalis communis, Fürbringer. Ein kleiner Muskel, entspringt vom Rücken des Intermedium und Ulnare, theilt sich in vier Zipfel, deren jeder, zwischen den beiderseitigen Mm. interossei dorsales jedes Fingers gelagert, zu dem zweiten bis vierten Finger geht, an der Grundphalanx des betreffenden Fingers sich in eine Sehne verwandelt und als Dorsalaponeurose zur Fingerspitze geht, um an der Endphalanx zu enden.

Innervation: R. dorsalis des N. radialis profundus.

44. M. abductor pollicis brevis (Fig. 31). Entspringt vom Radiale, läuft schräg radial-distalwärts und setzt sich an die radiale Seite der Grundphalanx des ersten Fingers an.

Innervation: R. dorsalis des N. radialis profundus.

45. M. extensor pollicis brevis (Fig. 31). Entspringt von der Basis des ersten Metacarpus und inserirt theils an der Grundphalanx des ersten Fingers, theils an der Dorsalaponeurose.

Innervation: R. dorsalis des N. radialis profundus.

Man könnte diesen Muskel auch als den ersten M. interosseus dorsalis ansehen.

46. Mm. interossei dorsales (Fig. 31). Es sind acht kleine Muskeln vorhanden, welche für die beiden Seiten des zweiten bis fünften Fingers bestimmt sind. Ihre Anordnung ist folgende:

M. interosseus I		liegt zwischen dem	I.	u.	II. Metacarpus.
„ „	II u. III	„ „	„	II. u.	III. „
„ „	IV u. V	„ „	„	III. u.	IV. „
„ „	VI u. VII	„ „	„	IV. u.	V. „
„ „	VIII	„ an der ulnaren Seite des		V.	„

Alle endigen an der Grundphalanx des betreffenden Fingers und gehen dann in dessen Dorsalaponeurose über. Alle sind also als Extensoren anzusehen.

Innervation: R. dorsalis des N. radialis profundus.

Muskeln der hinteren Extremität. Ueber Ursprung und Ansatz vergl. Fig. 15 *A*, *B*. 16, 17[1]).

A. Muskeln, welche vom Schwanz zum Beckengürtel resp. zum Oberschenkel gehen:
   1. Musculus coccygeo-iliacus.
   2. M. coccygeo-ischiadicus.
   3. M. coccygeo-femoralis brevis.
   4. M. „ „ longus.

B. Muskeln, welche vom Beckengürtel zum Oberschenkel gehen:
   I. Muskeln, welche an der Aussenfläche des Beckens entspringen.
      5. M. ileo-femoralis.
      6. M. pubo-ischio-femoralis.
      7. M. pubo-ischio-trochantericus externus.
   II. Muskeln, welche an der Innenfläche des Beckens entspringen.
      8. M. pubo-ischio-trochantericus internus.
      9. M. ischio-trochantericus.

1) Die die Muskeln bezeichnenden arabischen Ziffern gelten auch für die betreffenden Figuren.

C. Muskeln, welche vom Beckengürtel zum Unterschenkel gehen:

Beugeseite.

10. M. pubo-ischio-tibialis.
11. M. ischio-tibialis posticus.
12. M. pubo-tibialis posticus.
13. M. ilio-fibularis.

Streckseite.

14. M. extensor triceps.

D. Muskeln des Unterschenkels.

Beugeseite.

I. Schicht: 15. M. gastrocnemius.
II. Schicht: 16. M. flexor digitorum communis profundus.
III. Schicht: 17. M. tibialis posticus.
18. M. fibulo-tibialis superior s. popliteus.
19. M. „ „ inferior.

Streckseite.

I. Schicht: 20. M. tibialis anticus.
21. M. extensor digitorum communis longus.
22. M. peroneus.
II. Schicht: 23. M. abductor et extensor hallucis longus.

E. Muskeln des Fusses.

Muskeln der Fusssohle.

24. M. flexor digitorum communis sublimis.
25. M. plantaris brevis.
26. Mm. lumbricales.
27. Caput tarsale et metatarsale musculi flexoris digitorum communis profundi.
28. M. flexor hallucis.
29. M. adductor digitorum communis.
30. M. adductor digiti V.
31. M. flexor „ „
32. Mm. interossei plantares.

Muskeln des Fussrückens.

33. M. extensor digitorum communis brevis.
34. M. abductor hallucis proprius brevis.
35. M. extensor hallucis „ „
36. M. extensor digiti minimi „
37. Mm. interossei dorsales.

1. M. coccygeo-iliacus (Fig. 24); Pars ilio-caudalis des M. ilio-ischio-caudalis Gadow; stellt die Fortsetzung der dorsalen Muskelmasse des Schwanzes dar und inserirt an dem caudalen Rand sowie an der Innenfläche des dorsalen Endes von Ilium.

Innervation: RR. dorsales der Spinalnerven des Schwanzes. Er kann also als homolog dem M. longissimus dorsi und Ileo-lumbalis angesehen werden.

2. M. coccygeo-ischiadicus (Fig. 24); Pars-ischio-caudalis des M. ilio-ischio-caudalis Gadow, Ischio-caudal Perrin; ist eine Fortsetzung der ventro-lateralen oberflächlichen Muskelmasse des Schwanzes und inserirt mit einer sehr dünnen Sehne an dem Tuber ischii.

Innervation: Der Ansatztheil wird innervirt vom N. coccygeo-ischiadicus aus dem N. postsacralis II.

Dieser wird nahe am Ansatz von einem dünnen Muskel von der ventralen Seite her überlagert. Der letztere beginnt caudal ganz dünn, wird etwas mächtiger und geht in die hintere Lippe der Kloake über (M. sphincter cloacae post.). Man könnte ihn als ein Abspaltungsproduct aus dem ersteren ansehen.

3. M. coccygeo-femoralis brevis (Fig. 24); M. caudi-ilio-femoralis Gadow; M. coccygeo-femoralis brevis s. pyriformis Fürbringer; Déducteur caudal supérieur de la cuisse Perrin bildet die zweite Schicht der ventro-lateralen Muskelmasse des Schwanzes, entspringt an der ventralen Fläche der Seitenfortsätze von sechs vorderen Schwanzwirbeln und verbindet sich mit der Ursprungssehne des M. ischio-tibialis posticus.

Innervation: Der Muskel wird hauptsächlich von einem aus dem N. pudendus externus abstammenden R. muscularis, welcher um den ventralen Rand des M. coccygeo-femoralis longus herum sich zu ihm nach dorsalwärts wendet, versorgt. Er wird ferner vom R. muscularis aus dem N. postsacralis I berührt; ob er aber von diesem Nerven auch einen Ast bekommt, konnte ich nicht constatiren. Jedenfalls kann ich nicht annehmen, dass der Muskel vom Praesacral- oder Sacralnerv innervirt wird, wie es Gadow angegeben hat.

4. M. coccygeo-femoralis longus (Fig. 24); M. caudi-femoralis Gadow; M. coccygeo-femoralis longus Fürbringer; Déducteur caudal inferieur de la cuisse Perrin liegt ventral von dem vorigen Muskel, ist breiter und länger als dieser.

Er entspringt von der Wurzel der Seitenfortsätze und der ventralen Bögen der acht vorderen Schwanzwirbel und setzt sich mit einem verhältnissmässig dicken sehnigen Ende an den Trochanter major und dessen Nähe an. Von diesem Ansatz sendet er einen schmalen Sehnenstrang (Fig. 35, 4') distalwärts, welcher an der Kapsel des Kniegelenkes und an der lateralen Seite des Epicondylus ulnaris femoris inserirt.

Der Muskel wird vom vorigen Muskel bedeckt, geht aber nicht in ihn über, wie Gadow es beschrieben hat.

Innervation: Rami musculares, aus dem N. postsacralis I.

Fig. 33.
Muskeln und Nerven der medialen Seite des Oberschenkels. *Obt* = N. obturatorius, *cut. m.* = Cutaneus femoris medialis.

5. M. ilio-femoralis (Gadow) (Fig. 35); M. iliacus internus Günther; M. ileo-femoralis (glutaeus medius) Fürbringer; Déducteur du fémur Perrin. Ein kurzer Muskel, welcher vom M. ilio-tibialis sowie vom M. ilio-fibularis gedeckt wird und auf dem Ansatztheil des M. coccygeo-femoralis longus ruht. Er entspringt von der lateralen Fläche des dorsalen Theiles von Ilium unterhalb des Ursprunges des M. ilio-tibialis und setzt sich distal an die lateral-hintere Fläche des proximalen Theiles des Femur, distal vom Ansatz des M. coccygeo-femoralis longus und proximal von dem des M. femoro-tibialis an.

Innervation: R. muscularis brevis aus dem N. femoralis- und ilio-femoralis aus dem N. peroneus.

6. M. pubo-ischio-femoralis (Gadow) (Fig. 33); M. pubo-ischio-femoralis (Adductor longus + pt. magnus) Fürbringer; Long fléchisseur du fémur Perrin. Ein schlanker Muskel, welcher vom M. pubo-ischio-tibialis gedeckt ist. Er entspringt gemeinsam mit diesem vom Ligamentum pubo-ischiadicum, läuft lateral abwärts, wendet sich um den Oberschenkel an dessen hintere Seite

und inserirt daselbst etwa in der mittleren Höhe. Die Ansatzstelle liegt zwischen der medialen Ursprungslinie des M. femoro-tibialis einerseits und der lateralen desselben Muskels sowie dem Ansatz des M. ilio-femoralis andererseits.

Innervation: R. ischio-femoralis aus dem N. obturatorius.

7. M. pubo-ischio-trochantericus externus; The principal adductor Günther; M. Ileo-pectineo-trochantericus externus Fürbringer; M. pubi-ischio-femoralis externus Gadow; Fléchisseur du fémur Perrin. Liegt in der Tiefe, bedeckt vom M. pubo-ischio-tibialis sowie M. pubo-ischio-femoralis, entspringt von der ganzen ventralen Fläche des Beckens sowie auch vom Tuberculum pubis und setzt sich an Trochanter major und dessen Nähe, proximal vom Ansatz des M. coccygeo-femoralis longus. Dabei ist der Verlauf der Fasern der einzelnen Portionen verschieden; die Portio ischiadica läuft beinahe horizontal, während die Fasern der Portio pubica allmählich immer steiler werden.

Innervation: N. obturatorius und R. ileo-pectineus aus dem Plexus sacralis.

8. M. pubo-ischio-trochantericus internus (Fig. 34); M. pectineus Günther; M. ileo-pectineo-trochantericus internus Fürbringer; M. pubi-

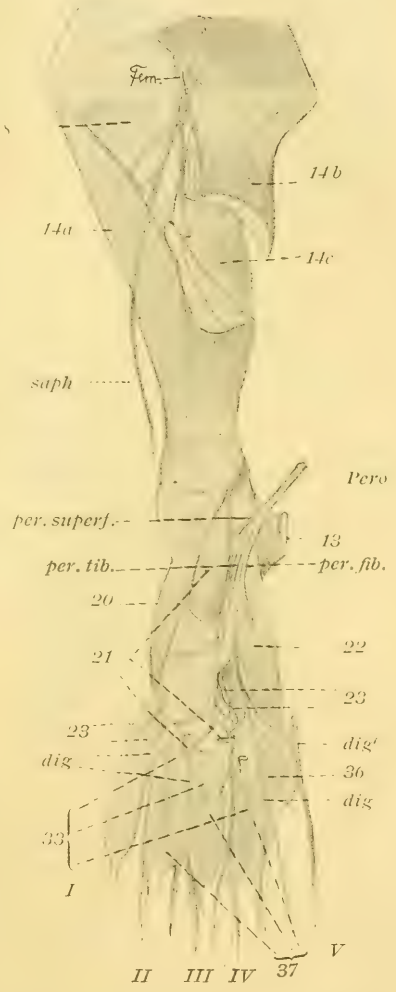


Fig. 34.
Muskeln und Nerven der hinteren Extremität, Streckseite. *Fem* = Femoralis, *saph* = Saphenus, *Pero* = Peroneus communis, *per. superf.* = Peroneus superficialis, *per. tib.* = Peroneus tibialis, *per. fib.* = Peroneus fibularis, *dig* = Digitales, *dig'* = Digitalis aus dem N. cutaneus cruris fibularis.

ischio-femoralis internus Gadow; Extenseur du fémur Perrin. Dieser Muskel entspringt von der Innenfläche des Beckens, so vom Pubis, Ischium und von der Membrana obturatoria, tritt über den vorderen Rand von Pubis und Ileum aus dem Becken, läuft distal- und medialwärts und inserirt an der vorderen medialen Fläche des proximalen Theiles des Femur, nahe dem Ansatze des M. ileo-femoralis und oberhalb des Ursprunges des M. femoro-tibialis, welch letzterer von den beiden genannten Muskeln umfasst wird.

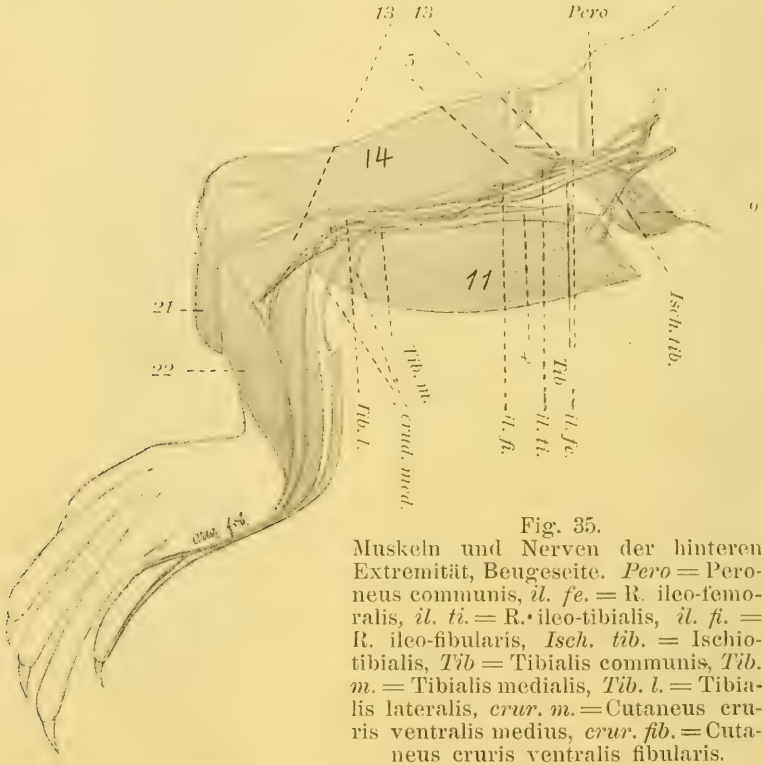


Fig. 35.
Muskeln und Nerven der hinteren Extremität, Beugeseite. *Pero* = Peroneus communis, *il. fe.* = R. ileo-femoralis, *il. ti.* = R. ileo-tibialis, *il. fi.* = R. ileo-fibularis, *Isch. tib.* = Ischio-tibialis, *Tib* = Tibialis communis, *Tib. m.* = Tibialis medialis, *Tib. l.* = Tibialis lateralis, *crur. m.* = Cutaneus cruris ventralis medius, *crur. fib.* = Cutaneus cruris ventralis fibularis.

Als eine kleine Portion dieses Muskels lässt sich ein Muskel anführen, welcher von der Dorsalfläche der Symphysis pubis entspringt, entlang des vorderen Randes des Hauptmuskels lateralwärts läuft und über den vorderen Beckenrand auf die Streckseite des Oberschenkels austritt, um mit einer Fascie zu enden, mit welcher die Ursprünge des M. pubo-tibialis, pubo-tibialis po-

sticus und eines kleinen Theiles des M. pubo-ischio-tibialis zusammenhängen. Gadow will diese Portion als einen vom Os pubis kommenden Ursprung des von ihm sogenannten M. extensor ilio-tibialis (d. h. des von mir so genannten M. pubo-tibialis) betrachten.

Innervation: Nervuli ileo-pectinei aus dem Plexus cruralis.

9. M. ischio-trochantericus (Fig. 35); M. quadratus femoris Günther; pubo ischio-femoralis brevis (M. obturator externus + quadratus femoris pt.) Fürbringer; M. pubi-ischio-femoralis posterior Gadow; Rotateur inverse du fémur Perrin. Ein kleiner Muskel, entspringt hauptsächlich von der Innenfläche des Tuber ischii, aber auch vom caudalen Rand und von einer kleinen Strecke der Aussenfläche desselben, geht lateral vorwärts und setzt sich im Anschluss an den M. pubo-ischio-trochantericus externus an den Trochanter minor des Oberschenkels an. Er verstärkt die Gelenkkapsel.

Innervation: Nervuli ileo-pectinei longi et breves aus dem Plexus sacralis.

10. M. pubo-ischio-tibialis (Fig. 23, 33); M. gracilis Günther (?); M. ischio-pubo-tibialis s. M. gracilis Fürbringer; M. pubi-ischio-tibialis Gadow; Adducteur de la jambe Perrin. Ein ziemlich breiter, grosser Muskel, welcher vom M. ischio-tibialis posticus unvollkommen getrennt ist. Er entspringt, bedeckt von der caudalen Portion der Bauchmuskeln, an der ventralen Fläche des Beckens vom Ligamentum pubo-ischiadicum und von der Symphysis ischio-pubica, läuft entlang der medialen Seite des Oberschenkels distalwärts und setzt sich an die mediale Seite des proximalen Endes der Tibia.

Innervation: R. pubo-ischio-tibialis aus dem N. obturatorius.

11. M. ischio-tibialis posticus (Fig. 23, 35, 36, 37, 38); great flexor cruris (Semi-membranosus, Semi-tendinosus) Günther; slender portion of the great flexor cruris (Biceps) Günther; Adductor branch of the great flexor cruris Günther; M. ileo-ischio-tibialis proprius Fürbringer; M. pubo-ischio-tibialis sublimis posterior Fürbringer; M. pubo-ischio-tibialis profundus Fürbringer; M. flexor tibialis externus Gadow; M. flexor tibialis internus Gadow; Fléchisseur interne de la jambe + Fléchisseur ex-

terne de la jambe Perrin, bildet eine unvollkommen getrennte voluminöse Muskelmasse, welche an der Beugeseite des Oberschenkels liegt und medialwärts mit dem vorigen Muskel zusammenhängt. Er entspringt von der Aussenfläche des Tuber ischii und von dessen medialer Gegend, ferner von der Fascienmasse des Schwanzes sowie direkt von der Endsehne des M.

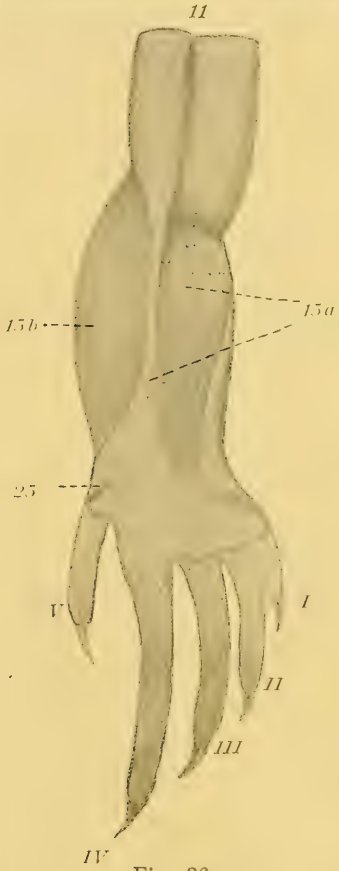


Fig. 36.
Muskeln des Unterschenkels, Beugeseite.

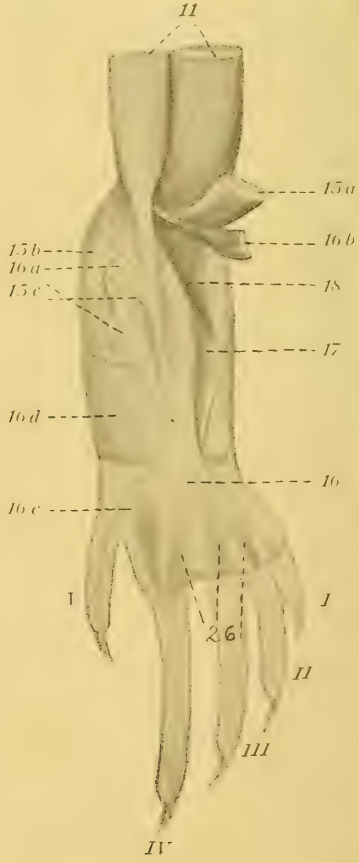


Fig. 37.
Gleich wie oben, II. Schicht.

coccygeo-femoralis brevis und setzt sich distal an die ganze hintere, sowie etwas an die mediale und laterale Seite des proximalen Endes der Tibia, ferner an ein schiefes Band an, welches zwischen Tibia und Condylus lateralis femoris sich ausspannt.

Innervation: Nn. ischio-tibiales aus dem Plexus sacralis.

Dieser Muskel bildet, wie gesagt, eine fast zusammenhängende Masse, die man nicht gut in weitere Abtheilungen zerfällen kann. Bei einem Exemplar aber konnte ich gleichwohl an ihm eine laterale und eine mediale Portion (Fig. 36, 37) unterscheiden, insofern nämlich als die erstere vorwiegend an die laterale Seite und die letztere an die mediale Seite des Caput tibiae sich ansetzte. Man könnte dann vom M. ischio-tibalis lateralis et medialis sprechen.

12. M. pubo-tibialis posticus (Fig. 33); M. gracilis Günther (?); M. ileo-pectineo-tibialis profundus Fürbringer; M. pubi-ischio-tibialis Gadow; Rotateur inverse de la cuisse Perrin. Ein schlanker Muskel, liegt an der medialen Seite von M. pubo-tibialis und femoro-tibialis, gedeckt von dem M. pubo-ischio-tibialis. Er entspringt vom Tuberculum pubis, läuft anfangs an der medialen Seite des Oberschenkels, tritt dann an die hintere Seite desselben ein und setzt sich an die lateral-proximale Ecke der Tibia, und nicht an die der Tibia zugekehrte Hinterseite des Collum fibulae, wie Gadow angegeben hat.

Innervation: R. pubo-tibialis posticus aus dem N. obturatorius sowie RR. breves des N. femoralis.

Der Muse. gracilis Günther's, dessen Darstellung überhaupt sehr ungenügend ist, so dass man sie nicht gut verwerthen kann, scheint mehr diesem M. pubo-tibialis posticus zu entsprechen als dem M. pubo-ischio-tibialis, was letzeres von Gadow angenommen worden ist. So lautet die originale Beschreibung Günther's folgendermaassen (S. 616): „It (M. gracilis) arises from the uncinate process of the os pubis, and is inserted into the hinder side of the end of the tibia.“ Offenbar trifft dieser Passus für den M. pubo-ischio-tibialis gar nicht zu.

13. M. ileo-fibularis (Gadow) (Fig. 34, 35); M. ileo-fibularis s. glutaeus maximus Fürbringer; Déducteur de la jambe Perrin. Gleichfalls ein schlanker Muskel, welcher an der lateralen Seite des Oberschenkels zwischen dem M. ileo-tibialis einerseits und dem M. ischio-tibialis posticus andererseits liegt und den N. peroneus communis von der Aussenseite her deckt. Er entspringt von der lateralen Fläche von Ileum unterhalb des Ursprunges des M. ileo-femoralis, läuft entlang der lateralen Seite des Oberschenkels distalwärts und inserirt an der lateralen Fläche des proximalen zweiten Viertels der Fibula.

Innervation: N. ileo-fibularis des N. peroneus communis.

14. M. extensor triceps (Fig. 34. 35); M. extensor cruris quadriceps Günther; M. pubo-ileo-bifemoro-tibialis s. quadriceps femoris Fürbringer; Extenseur superficiel de la jambe Perrin. Ein mächtiger Muskel, welcher die ganze Streckseite des Oberschenkels einnimmt. Er ist entschieden dreiköpfig und besteht aus zwei oberflächlichen und einem tiefer liegenden dritten Kopf; demnach könnte man ihn eintheilen in den medialen M. pubo-tibialis sowie den lateralen M. ileo-tibialis und in den tiefer liegenden M. femoro-tibialis.

a) M. pubo-tibialis (Fig. 34); M. ambiens Gadow; The second head Günther; M. ileo-pectineo-tibialis s. rectus femoris internus Fürbringer; Tête interne Perrin. Dieser Kopf entspringt von der Basis des „Tuberculum pubis" in Gemeinschaft mit dem M. pubo-tibialis posticus, sowie von der Kapsel des Hüftgelenkes, hängt auch mit der Sehnenausbreitung der oberflächlichen Portion des M. pubo-ischio-trochantericus internus zusammen und gesellt sich in der Mitte des Oberschenkels seinem lateralen Genossen zu.

b) M. ileo-tibialis (Fig. 34, 35); The rectus portion of the extensor cruris quadriceps, Günther; M. ileo-tibialis Fürbringer; M. extensor ileo-tibialis Gadow; Tête externe Perrin. Dieser Kopf ist mächtiger als der mediale, entspringt mit einer breiten Sehne von der lateralen Fläche des Ileum, oberhalb des Ursprunges des M. ileo-femoralis, läuft von proximal-lateral nach distal-medialwärts und vereinigt sich mit dem medialen Kopf in der Mitte des Oberschenkels, während seine lateralen Fasern an dem distalen Drittel mit dem tiefer liegenden M. femoro-tibialis eine Verbindung eingehen.

c) M. femoro-tibialis Gadow (Fig. 34); M. femoro-tibialis externus + internus Fürbringer; Tête profonde Perrin, entspringt von der ganzen Streckfläche des Oberschenkels, vom Collum an bis zum distalen Ende, ferner von der lateralen und hinteren Fläche der distalen Hälfte desselben Knochens; auf der vorderen Seite wird seine Ursprungszacke vom M. pubo-ischio-trochantericus internus einerseits und vom M. ileo-femoralis andererseits umfasst, während auf der hinteren Seite des Oberschenkels die Ansätze des M. ileo-femoralis und ischio-femoralis zwischen die beiderseitigen Ursprungslinien von ihm eingekeilt erscheinen.

Alle drei Köpfe vereinigen sich am distalen Ende des Ober-

schenkels und inseriren mittelst eines starken zum Theil verknorpelten Ligamentum patellare an die vordere Seite des Caput tibiae.

Innervation: R. pubo-tibialis, ileo-tibialis und femoro-tibialis des N. cruralis; der proximale Theil des M. ileo-tibialis bekommt auch R. ileo-tibialis von dem N. peroneus communis.

15. M. gastrocnemius (Fig. 36, 37, 38, 40) ist ein grosser Muskel, welcher die ganze Beugeseite des Unterschenkels deckt, und besteht, wie Gadow angiebt, aus zwei Theilen:

a) Caput tibiale (Gadow); M. epitrochleo-tibio-metatarsalis ventralis s. gemellus internus Fürbringer; M. soleus Günther; Deducteur superficiel du cinquième doigt Perrin.

b) Caput femorale (Gadow); M. epitrochleo-metatarsalis ventralis fibularis s. gemellus externus Fürbringer; M. gastrocnemius Günther; Fléchisseur superficiel des doigts Perrin.

a) Caput tibiale ist ein kräftiger zweiköpfiger Muskel. Der stärkere Kopf entspringt von der hinteren wie fibularen Fläche des Collum tibiae, während der zweite weit dünnere sehnige Kopf von der Endsehne des M. ischio-tibialis posticus lateralis abstammt. Beide Köpfe vereinigen sich nahe am distalen Ende des Unterschenkels zu einer breiten Aponeurosis plantaris, deren grösster Theil sich in die

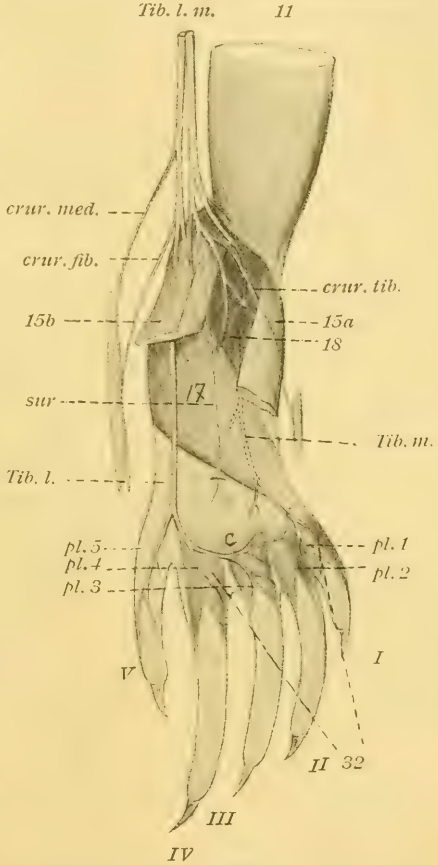


Fig. 38.
Muskeln u. Nerven des Unterschenkels, Beugeseite. *Tib. m. l.* = Tibialis medialis lateralis, *crur. m.* = Cutaneus cruris ventralis medius, *crur. f.* = Cutaneus crur. ventr. fibularis, *Crur. tib.* = Cutaneus crur. ventr. tibialis, *pl. 1—5* = Digitales plantares.

Fusssohle strahlt. Die tibiale Portion dieser Aponeurose aber setzt sich an das Tarsale proximale und die fibulare an den fibularen Rand des Metatarsus V sowie an die Basis der Grundphalanx der fünften Zehe.

b) Caput femorale. Ebenfalls ein mächtiger Muskel, entspringt mit einem Kopf von der lateral-hinteren Fläche des Condylus fibularis femoris, wo er mit der schmalen Endsehne des M. coccygeo-femoralis longus (Extensor femoris caudalis Günther) verbunden ist, läuft anfangs an der fibularen Seite des Unterschenkels abwärts, wird dabei immer breiter, so dass er beinahe die ganze hintere Fläche des Unterschenkels deckt. In der Gegend des Fussgelenkes spaltet er sich in zwei Portionen, von denen die oberflächliche ganz aponeurotisch wird, und gleichsam als die zweite Schicht der Plantaraponeurose zum kleineren Theil an dem fibularen Fussrand sich ansetzt, während der weitaus grösste Theil auf die plantare Fläche des M. flexor digitorum communis sublimis übergeht. Die tiefer liegende Portion ist fleischig, macht die Hauptmasse des Caput femorale aus und hört an der Fusswurzel mit einem distal convexen queren Sehnenbogen auf, welcher dem M. flexor digitorum communis sublimis seinen Ursprung abgiebt. Der Sehnenbogen ist aber auf der dorsalen Seite des Muskels deutlicher ausgebildet als auf der plantaren, indem hier ein Theil seiner Fasern direct in diejenigen des M. flexor sublimis übergeht. Im übrigen setzt sich dieses Caput femorale schon im Gebiet des Unterschenkels (Fig. 40) an die fibulare Seite des distalen Endes der Fibula, dann mit einer starken Sehne an den Metatarsus V bis zur Grundphalanx der fünften Zehe an.

Innervation: Rr. gastrocnemii des N. tibialis lateralis et medialis.

16. M. flexor digitorum communis profundus (Fig. 37, 38, 40); M. flexor digitorum communis longus Günther; M. epicondylo-fibulo-tarso digitalis ventralis profundus s. flexor digitorum perforans Fürbringer; M. epicondylo-metatarsalis digitalis ventralis sublimis s. flexor digitorum perforatus Fürbringer; M. flexor longus digitorum Gadow; Fléchisseur des doigts Perrin.

Ein grosser in mehreren Schichten angeordneter Muskel, entspringt mit vier Köpfen von Femur, Fibula und Sehnenblättern

und bekommt nachträglich zwei accessorische Köpfe in der Fusssohle. Die Ursprungsköpfe sind:

a) Caput femorale.
b) „ tibiale.
c) „ fibulare superius.
d) „ „ inferius.

a) Caput femorale (Fig. 37) bildet eine oberflächliche mächtige Schicht und entspringt gemeinsam mit dem gleichnamigen Kopf des M. gastrocnemius von der lateralen hinteren Fläche des Condylus fibularis femoris.

b) Caput tibiale (Fig. 37) ist ein weit schwächerer Muskel, welcher gemeinsam mit der dünnen Ursprungssehne des Caput tibiale M. gastrocnemii von der Endsehne des M. ischio-tibialis posticus lateralis entspringt.

c) Caput fibulare superior (Fig. 37) ist wieder mächtig und entspringt von der hinteren Fläche des Capitulum fibulae sowie von einem Sehnenblatt, welches diesen Muskel von dem benachbarten M. fibulo-tibialis superior scheidet.

d) Caput fibulare inferius (Fig. 37) entspringt von der hinteren wie lateralen Fläche des distalen Drittels der Fibula und hat nahezu einen horizontalen Faserverlauf.

Die ersten drei Köpfe vereinigen sich nahe an dem distalen Ende des Unterschenkels zu einer sehnigen Masse, an welche sich dann der vierte fleischige Kopf direct anschliesst. Weiter distal verbreitert sich die Gesammtmasse fächerförmig und zerfällt in fünf Zipfel, welche sich an die Endphalangen aller fünf Zehen inseriren, nachdem sie durch die Schlitze des M. flexor digitorum sublimis passirt sind.

Die beiden accessorischen Köpfe sind:

e) Caput accessorium tarsale und f) caput accessorium metatarsale.

Der erste Kopf geht vom Vorsprung des Tarsale proximale aus zur fibularen Seite der IV. Sehne, während der zweite Kopf vom volaren Vorsprung des Metatarsale V entspringt und sich der dorsalen Fläche der III. Sehne anlehnt und abgestutzt endet.

Innervation: Mehrere Rr. musculares des N. tibialis medialis, der III. Kopf bekommt einen R. musc. vom N. tibialis lateralis und die kleinen accessorischen distalen Köpfe werden von den Rr. plantares des N. tibialis lateralis versorgt.

17. M. tibialis posticus s. fibulo-tarsalis plantaris (Fig. 38); M. tibialis posticus Günther und Gadow; M. tibio-metatarsalis ventralis Fürbringer; Rotateur direct du pied Perrin.

Ein voluminöser Muskel, entspringt von der ganzen hinteren Fläche der Fibula sowie vom proximalen Theil der Membrana interossea, aber nicht von der Tibia wie man angiebt, steigt in schiefer Richtung abwärts und inserirt mit einer platten Sehne an das Tarsale proximale, sowie an die Basis der Metatarsalia I, II und III.

Innervation: Rr. musculares des N. tibialis medialis.

18. M. fibulo-tibialis superior s. popliteus Fürbringer (Fig. 39); M. interosseus cruris Gadow. Ein kleiner Muskel, welcher von der tibialen Fläche des Capitulum fibulae sowie vom Sehnenblatt zwischen ihm und dem Caput fibulare superius M. gastrocnemii und vom proximalen Theil der Membrana interossea entspringt und nach einem kurzen schrägen Verlauf an der hinteren Fläche des proximalen Viertels der Tibia sich ansetzt.

Innervation: R. musc. des N. tibialis med.

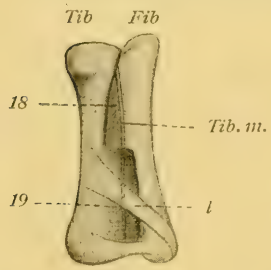


Fig. 39.
Muskeln des Unterschenkels, Beugeseite; tiefe Schicht.

19. M. fibulo-tibialis inferior Fürbringer (Fig. 39); Interosseux de la jambe Perrin. Ebenfalls ein kleiner, beinahe rechteckiger Muskel. Entspringt von der tibialen Fläche der distalen Hälfte der Fibula, läuft nahezu horizontal und inserirt an der fibularen und ein wenig auch an der Streckseite des distalen Drittels der Tibia.

Innervation: R. musc. des N. tibialis medialis.

Dieser Muskel ist von Gadow gar nicht beachtet. Er ist von einem starken Sehnenband, welches ich schlechthin als Ligamenteum interrossum obliquum (Fig. 40 *l*) bezeichnen möchte, von der dorsalen Seite her überlagert. Dieses Ligament zieht sich von der Mitte der Tibia schräg zum distalen Ende der Fibula.

20. M. tibialis anticus Günther und Gadow (Fig. 34); M. tibio-metatarsalis longus Fürbringer; Extenseur du premier metatarsien Perrin. Deckt fast die ganze vordere

und mediale Fläche der Tibia, mit Ausnahme der medialen Fläche des proximalen Drittels und entspringt von der fibularen wie vorderen Fläche des Collum tibiae, sowie von der vorderen und medialen der darauf folgenden Strecke: die Ursprungslinie kreuzt also die Längsachse des Knochens in einem spitzen Winkel. Der Muskel läuft dann, nach der medialen Seite gewendet, über das Tarsalgelenk und findet seine Insertion an der ganzen medialen Seite des Metatarsus I.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus med.

21. M. extensor digitorum communis longus (Fig. 34, 35), Günther; M. extensor longus digitorum Gadow; M. epicondylo-metatarsalis dorsalis longus, Fürbringer; Extenseur commun des doigts Perrin. Entspringt mit einer dünnen Sehne von der vorderen Fläche des Condylus fibularis femoris, dabei mit der Kapsel des Kniegelenkes verwachsen, läuft zwischen M. tibialis anticus und peroneus distalwärts und spaltet sich nahe dem Fussrücken in zwei Zipfel, welche an die fibulare Seite der Basis des Metatarsus II und III sich ansetzen. Bei einem anderen Exemplar fand ich noch einen dritten Zipfel, dessen Ansatz an den Metatarsus IV statt hatte.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus medialis.

22. M. peroneus (Fig. 34, 35); M. peroneus longus Günther; M. fibulo metatarsalis dorsalis Fürbringer; M. peroneus anterior Gadow; Extenseur du cinquième tarsalien Perrin. Ein ziemlich kräftiger Muskel, welcher an der fibularen Seite des Unterschenkels gelagert ist; entspringt von der vorderen sowie lateralen Fläche der unteren drei Viertel der Fibula, im Anschluss an den Ansatz des M. ilio-fibularis, läuft fast gerade herab über das Fussgelenk und setzt sich an das Tarsale proximale sowie an die Basis des Metatarsale V. Ein dünner Sehnenstreif geht auch zur Basis des Metatarsale IV.

Innervation: R. musc, des N. peroneus profundus.

23. M. abductor et extensor hallucis proprius longus lateralis (Fig. 34); M. extensor hallucis proprius Gadow; Extenseur superficiel du premier doigt Perrin. Als solchen bezeichne ich einen Theil des M. fibulo-tarso-digitalis dorsalis Fürbringer's, also denjenigen Theil nämlich, welcher ausschliesslich für die erste Zehe bestimmt ist, während ich den übrigen Theil im Anschluss an die Fussrückenmuskeln bespreche. Der Muskel

liegt in der Tiefe der Extensoren und entspringt von der vorderen (resp. dorsalen) Fläche des distalen Endes der Fibula, etwas vom Ligamentum interosseum obliquum sowie von der Membrana interossea. Sein Verlauf ist schräg, indem er von der Ursprungsstelle über die Fusswurzel nach tibial-distalwärts geht und zu dem Rücken der ersten Zehe gelangt, woselbst er am Rücken und an der medialen Seite des Metatarsale I inserirt, nachdem er schon früher in zwei Portionen, in den medialen Abductor und lateralen Extensor zerfallen ist.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus tibialis.

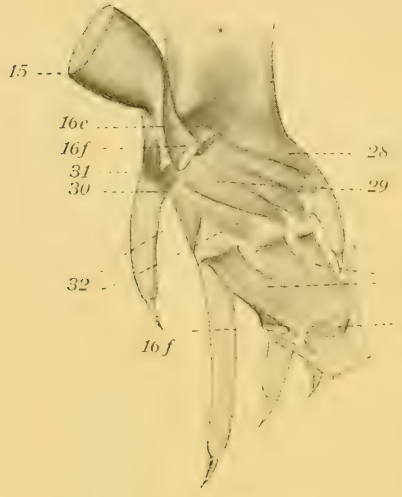


Fig. 40.
Muskeln der Fusssohle.

24. M. flexor digitorum communis sublimis ist ein kurzer Muskel, entspringt vom Ende des Caput femorale des M. gastrocnemius, wie oben schon geschildert und spaltet sich in vier Zipfel, welche distalwärts an den beiden Seiten der zweitproximalen Phalangen der Zehen I, II, III und IV inseriren, nachdem sie an der plantaren Seite der Grundphalanx ein chiasma tendinum für die Sehnen des M. flexor digitorum profundus gebildet haben.

Innervation: Rr. superficiales plantares aus dem Nervus tibialis lateralis und medialis.

Dieser Muskel wird von Perrin in die folgenden neun eingetheilt und einzeln beschrieben; sie sind:

1. Fléchisseur superficiel de la première phalange,
2. „ „ „ „ deuxième phalangine,
3. „ „ „ „ „ phalange,
4. „ „ „ „ troisième phalange,
5. „ „ „ „ „ phalanginette,
6. „ „ „ „ „ phalangine,
7. „ „ „ „ quatrième phalanginule,
8. u. 9. „ „ des quatrièmes phalanginette et phalangine.

25. M. plantaris brevis (Fig. 36). Ein ganz kleiner Muskel, welcher von dem lateralen Rand der Plantaraponeurose entspringt, zur fibularen Seite der fünften Zehe geht, um an der Metatarso-phalangealgegend sich zu verlieren.

Innervation: Wahrscheinlich von einem plantaren Ast des N. tibialis lat. wird er innervirt.

26. Mm. lumbricales (Fig. 37, 40; Mm. tendini-digitales Fürbringer; Fléchisseur de la troisieme phalangine, Flechisseure de la quatrième phalangine Perrin, entspringen von der plantaren wie der dorsalen Seite der Endsehne des M. flexor digitorum profundus und setzen sich an die tibiale Seite der Grundphalanx der zweiten bis vierten Zehe.

Innervation: Rr. superficiales plantares der beiden Nn. tibiales.

Auch der Fléchisseur de la deuxième, troisième und quatrième phalange Perrin gehören hierher.

27. Caput tarsale et metatarsale musculi flexoris digitorum profundi (Fig. 40) sind bei dem betreffenden Muskel erwähnt.

28. M. flexor hallucis (Fig. 40); Deducteur profond du premier doigt (?) Perrin; M. tarso-hallucinalis ventralis Fürbringer, entspringt vom plantaren Vorsprung des Tarsale proximale und inserirt an der plantaren wie tibialen Seite der Grundphalanx der ersten Zehe.

Innervation: R. plantaris nervi tibialis medialis.

29. M. adductor digitorum communis (Fig. 40); M. tarso-digitalis ventralis medius Fürbringer; Déducteur du premier doigt Perrin; Déducteur du deuxième doigt Perrin, entspringt vom plantaren Vorsprung des Metatarsale V, theilt sich in drei Zipfel, von denen der erste nach ziemlich querem Verlauf an die fibulare Seite der Grundphalanx der ersten Zehe sich ansetzt, während die zwei übrigen an beiden Seiten der Grundphalanx der zweiten Zehe ihr Ende finden.

Innervation: R. muscul. aus dem R. communicans des N. tibialis lateralis.

30. M. adductor digiti V (Fig. 40); Adducteur du cinquième doigt Perrin, entspringt ebenfalls von der Basis des Metatarsale V und geht zur tibialen Seite des Metatarso-Phalangealgelenkes der fünften Zehe.

Innervation: R. plantaris des N. tibialis lateralis.

31. M. flexor digiti V; Fléchisseur de la cinquième phalange Perrin, entspringt von der Basis des Metatarsale V, aber von deren fibularem Theil und geht zur plantaren wie fibularen Seite des Metatarso-Phalangealgelenkes der fünften Zehe.

Innervation: R. plantaris des N. tibialis lateralis.

Die beiden Mm. adductor et flexor digiti V werden von Fürbringer als M. tarso-digitalis ventralis fibularis bezeichnet.

32. Mm. interossei plantares.

Déducteur profond du premier doigt	Premier intermetatarsien	Perrin
„ „ „ deuxième „	Deuxième „	
„ „ „ trosième „		
„ „ „ quatrième „	Troisième „	

Es sind vier Muskeln vorhanden für die Zehen I, II, III und IV; der fünften Zehe kommt aber kein Muskel zu. Jeder Interosseus entspringt von den gegenüberliegenden Seiten der Basis der beiden Metatarsalia und inserirt an der plantaren und ein wenig an der fibularen Seite der Grundphalanx der genannten Zehen.

Innervation: Rr. interossei aus dem N. tibialis medialis et lateralis.

33. M. extensor digitorum communis brevis (Fig. 34); Extenseur du deuxième, troisième, quatrième doigt Perrin. Als solchen bezeichne ich also den M. fibulo-tarso-digitalis dorsalis Fürbringer's, wovon ein Theil oben als M. abductor et extensor hallucis beschrieben wurde. Es ist ein kleiner Muskel, welcher vom Tarsale proximale und zum kleineren Theil auch von der Kapsel des Fussgelenkes entspringt, bald in 3 kleine Bäuche zerfällt und mit einer schlanken Sehne in die Dorsalaponeurose der zweiten bis vierten Zehe übergeht.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus medialis.

34. M. abductor hallucis proprius brevis. Extenseur profond du premier doigt Perrin. Ein kleiner Muskel, welcher von dem M. abductor et extensor hallucis gedeckt wird. Er entspringt vom medialen Theil des Tarsale proximale und setzt sich an die mediale Seite der Grundphalanx der ersten Zehe.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus medialis.

35. M. extensor hallucis proprius brevis, Extenseur du premier doigt Perrin, entspringt von der Basis des Metatarsale I und inserirt am Rücken der Grundphalanx der ersten Zehe.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus. Der Muskel kann als der M. interosseus für die erste Zehe angesehen werden.

36. M. extensor digiti minimi proprius (Fig. 34); Extenseur du cinquième doigt Perrin. Der Muskel ist am Ursprung vom M. peroneus gedeckt. Er entspringt von der Kapsel des Fussgelenkes sowie vom lateralen Theil des Tarsale proximale, theilt sich in zwei Bäuche, von denen der erste kürzere zur Basis des Metatarsale V geht, während der zweite längere zum grössten Theil an der Basis der Grundphalanx der fünften Zehe inserirt und einen kleineren Sehnenstreifen (Déducteur accessoire du quatrième metatarsien Perrin) zur fibularen Seite des Metatarsale IV abgibt.

Innervation: R. musc. des N. peroneus profundus lateralis.

37. Mm. interossei dorsales;

Extenseur profond du deuxième doigt
„ „ „ troisième „
„ „ „ quatrième „
} Perrin.

Es sind im ganzen sechs Muskeln vorhanden, die für die zweite bis vierte Zehe bestimmt sind und zwar:

Der M. interosseus I u. II für die beiden Seiten der Zehe II
„ „ „ III u. IV „ „ „ „ „ „ III
„ „ „ V u. VI „ „ „ „ „ „ IV.

Sie entspringen von den beiden Seiten der Basis des Metatarsale sowie vom Rücken desselben und inseriren an den beiden Seiten der Rückenfläche der Grundphalanx der betreffenden Zehe. Der erste Interosseus entspringt auch von der Basis der Metatarsale I.

Innervation: Rr. interossei aus den beiden Nn. peronei profundi.

III. Theil. Zur Nervenlehre.

A. Das centrale Nervensystem.

I. Das Rückenmark.

stellt einen cylindrischen Strang dar, welcher sich vom oberen Theil des Halses bis nahe zur Schwanzspitze erstreckt und in seinem Verlaufe zwei schwache Anschwellungen zeigt. Die eine

Anschwellung am Hals, Intumescentia cervicalis, erreicht ihre grösste Dicke im Gebiet der drei hinteren Halswirbel, um sich nach vorn und hinten allmählich zu verschmälern. Die zweite an der Lende Intumescentia lumbalis, ist am weitesten in der Gegend der zwei letzten Lendenwirbel. Durch die ganze Länge des Rückenmarkes zieht an der ventralen Mittellinie eine Längsspalte, Fissura mediana ventralis, welche tief in die Substanz des Rückenmarkes, etwa bis zur Mitte desselben, einschneidet. Eine solche Spalte an der dorsalen Seite ist sehr seicht und bietet eher das Aussehen einer Furche, Sulcus medianus dorsalis. Neben ihr sieht man zwei seichte Längsfurchen, Sulci laterales dorsales, von welchen die dorsalen Wurzeln der beiderseitigen Spinalnerven entspringen. Sie sind vorwiegend im Hals und Thorax gut ausgebildet und werden gegen die Schwanzspitze zu allmählich undeutlicher, bis man sie nicht mehr erkennen kann. Erwähnt sei noch, dass ihr Verhalten gegen die dorsalen Nervenwurzeln im vorderen Halstheil ein abweichendes ist. Die dorsale Wurzel des dritten Halsnerven entspringt nämlich etwas lateral von ihnen und die vorderen zwei Halsnerven haben überhaupt keine Beziehung zu ihnen aufzuweisen, indem ihnen die dorsalen Wurzeln fehlen. Statt deren sieht man aber hier etwas lateral von den genannten Furchen feine Wurzeln zu dem N. accessorius ausgehen. Durch die genannten drei Furchen sowie durch die Austritte der vorderen Spinalnervenwurzeln wird jede Hälfte des Rückenmarks in drei Stränge getheilt, in den Vorder-, Seiten- und Hinterstrang, indem der erstere zwischen der Fissura mediana ventralis und den vorderen Wurzeln, der zweite zwischen den letzteren und dem Sulc. lateralis dorsalis und der Hinterstrang zwischen dem Sulc. lateralis dorsalis und Sulc. medianus dorsalis liegt.

Die Durchschnitte des Rückenmarkes zeigen überall die Form einer querliegenden Ellipse, welche an den Intumescentien am breitesten ist und gegen die Schwanzspitze zu in eine mehr rundliche Form übergeht.

Die Dura mater medullae ist eine ziemlich derbe Membran, welche für das Rückenmark eine weite Hülle bildet und die Spinalnerven an deren Austrittsstellen befestigt.

Die Pia mater ist viel zarter und steht zum Rücken-

mark in viel näherer Beziehung. Sie vermittelt einerseits die Befestigung des Rückenmarks an die Dura und schickt andererseits zahlreiche Fortsätze in die Substanz desselben hinein. Der bedeutendste von diesen ist derjenige, welcher in die Fissura mediana ventralis eindringt und ein Art Scheidewand zwischen den beiden ventralen Hälften des Rückenmarkes formirt.

II. Das Gehirn [1]).

Das Nachhirn (Fig. 41, 42) [1])

beginnt am Foramen occipitale und erstreckt sich unter Erzeugung einer ventralen Krümmung nach vorwärts bis zur Grenze

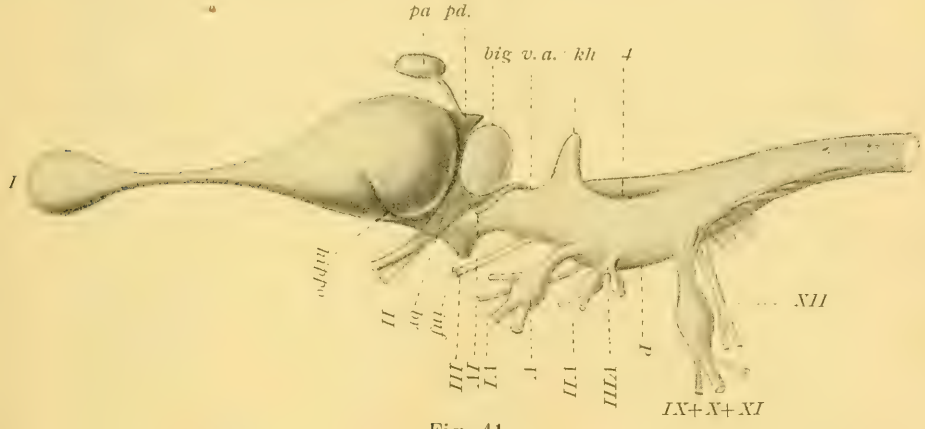


Fig. 41.

Laterale Ansicht des Gehirns. Die römischen Ziffern bezeichnen die 12 Hirnnerven. *p* = Pyramide, *4* = IV. Ventrikel, *kh* = Kleinhirn, *v. a.* = Velum medullare anterius, *big* = Corpus bigeminum, *pa* = Parietalorgan, *pd* = Pinealdrüse, *hippo* = Lobus hippocampi, *br* = Brachium conjunctivum, *inf* = Infundibulum + Hypophysis cerebri.

zwischen Basioccipitale und Basisphenoid. Von hier an richtet es sich dorsalwärts auf und geht in den ventralen Abschnitt des Hinterhirns in die Pars commissuralis (Stieda (274)), Rabl-Rückhard (234)) über. Das Nachhirn mit seiner oralen Fortsetzung, der Pars commissuralis, liegt in der dorsalen Hohlrinne des Basioccipitale und Basisphenoid.

1) Vom Gehirn und den Wurzeln der Hirnnerven der Hatteria hat R. Wiedersheim in seinem Grundriss der vergl. Anatomie vier Abbildungen geliefert.

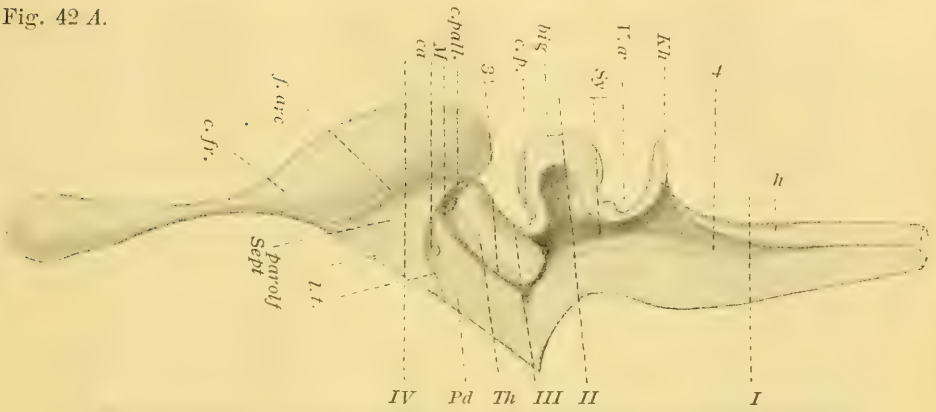
An der ventralen Fläche persistirt die Fortsetzung der Fissura mediana ventralis (Fig. 42 *Bl m. r.*) des Rückenmarkes, dieselbe wird aber hier bedeutend seichter und erscheint nach Wegnahme der feinen Pialgefässe durchlöchert. Die an den beiden Seiten der genannten Furche liegenden Vorderstränge des Rückenmarkes sind ein wenig verdickt und stellen die Pyramiden (*P*) dar. An den Seiten der Uebergangsstelle des Rückenmarkes sieht man mehrere Wurzelbündel des Hypoglossus (*XII*) entspringen.

Die beiderseitigen Hinterstränge divergiren lateralwärts und bilden die Seitenwand des Ventriculus IV. Sie verdicken sich hier ein wenig und stellen so die Clavae, Rabl-Rückhard's dar. Auf ihrer dorsalen Fläche verläuft ein linienförmiger Markstreifen, Taenia medullaris, an welchen sich die Deckplatte des Ventrikels ansetzt. Durch die genannte Divergenz der Hinterstränge klafft auch die vordere Fortsetzung des Sulc. medialis posterior auf und fällt schliesslich mit dem Eingang in den IV. Ventrikel zusammen. Zugleich erfahren die beiderseitigen Seitenstränge eine Verschiebung nach der lateral-ventralen Seite hin. Der Sulcus lateralis posterior, welcher den Hinterstrang und Seitenstrang von einander getrennt hält, wird hier undeutlich; in seiner Richtung liegen die Wurzelbündel des Accessorius, Vagus und Glossopharyngeus (*XI, X, IX*), und weiter vor und etwas medialwärts von den letzteren tritt der gemeinschaftliche Wurzelstamm des Acusticus und Facialis (*VIII* u. *VII*) aus, welcher hier eine, selbst nach dem Ventrikelraume zu hervorragende Erhebung, Tuberculum nervi acustici, Rabl-Rückhard bildet. Ventral von den genannten Nervenwurzeln tritt eine zweite Furche, Sulc. lateralis, Rabl-Rückhard auf, welche nach einem bogenförmigen Verlauf an der lateral-dorsalen Fläche der Pars commissuralis endet.

Hinterhirn (Fig. 41, 42).

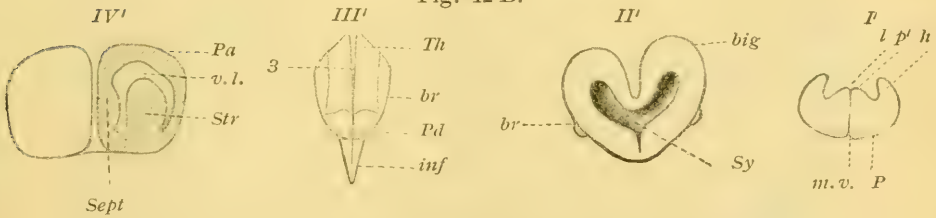
Die ventrale, der Brückengegend entsprechende Pars commissuralis ist die directe vordere Fortsetzung des Nachhirns und geht nach vorn in die Hirnschenkel über. Als die hintere Grenze dieses Hirnabschnittes könnte die höchste Krümmung des Nachhirns und als die vordere die Austrittsstelle des Oculomotorius (Fig. 41 *III*) angesehen werden. Lateral von der Fissura me-

Fig. 42 *A*.



Längsdurchschnitt des Gehirns, *h* = Hinterstrang des Rückenmarkes, *kh*, *v. a.*, *big.* wie oben, *c. p.* = Commissura posterior, *c. pall.* = Comm. pallii, *c. a.* = Comm. anterior, *f. arc.* = Fissuro arcuata, *c. fr.* = Conus frontalis, *l. t.* = Lamina terminalis, *parolf* = Area parolfactoria, *Sept* = Septum, *M* = Foramen Monroi, *Sy* = Aquaeductus Sylvii, *3* = Ventriculus III, *4* = Ventr. IV, *Th* = Thalamus opticus, *ped* = Pedunculus cerebri. Die römischen Ziffern beziehen sich auf die entsprechenden Querdurchschnitte der Fig. 42 *B*, *I'*, *II'*, *III'* und *IV'*.

Fig. 42 *B*.



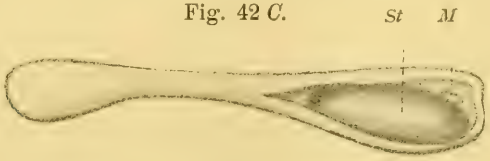
B I': *l* = Sulcus longitudinalis, *p'* = Eminentia (teres pyramidalis), *h* = Hinterstrang des Rückenmarkes, *P* = Pyramide, *m. v.* = Sulcus ventralis mediana.

B II': *big* = Corpus bigeminum, *Sy* = Aquaeductus Sylvii, *br* = Brachium conjunctivum.

B III': *Th* = Thalamus opticus, *br* = Brachium conjunctivum, *Pd* = Pedunculus cerebri, *inf* = Infundibulum.

B IV': *Pa* = Pallium, *Str* = Corpus striatum, *v. l.* = Ventriculus lateralis, *Sept* = Septum.

Fig. 42 *C*.



C. Die Decke des Vorderhirns geöffnet, um den Ventrikelraum in seiner ganzen Ausdehnung sichtbar zu machen. *M* = Foramen Monroi, *Str* = Corpus striatum.

diana ventralis sieht man an der Grenze gegen das Nachhirn den Abducens (*VI*) mit mehreren feinen Wurzeln austreten. Die Fissura mediana ventralis wird hier immer seichter und geht in eine breitere Furche über, welche von der Mitte der Pars commissuralis aus über die Austrittsstelle des Oculomotorius weiter nach vorn sich erstreckt und hinter der Hypophyse an der ventralen Fläche des Zwischenhirns, der Substantia perforata, endet. Die ganze Furche ist, wie die Substantia perforata selbst, von den Pialgefässen vielfach durchlöchert.

Der dorsale Theil des Hinterhirns wird durch das Kleinhirn (*kh*) dargestellt. Dasselbe erhebt sich in Gestalt einer halbmondförmigen Klappe im vorderen Abschnitt des Ventriculus IV (4) dorsalwärts. Die Klappe ist nach vorn concav und nach hinten convex und ihr ganzes Verhalten gegen den Ventriculis IV erinnert einigermaassen an dasjenige der menschlichen Epiglottis gegen den Larynx. Nach vorn verdünnt sich das Kleinhirn im mittleren Theil zu einer dünnen Lamelle, Velum medullare anteris (*v. a.*), bildet zu beiden Seiten derselben seine vorderen Schenkel und erreicht so das Corpus bigeminum (*big*). An den Seiten des Velum medullare anterius, hinter dem Corpus bigeminum sieht man den Trochlearis (*IV*) austreten, der zugleich wohl als Grenzmarke zwischen dem Velum und den Kleinhirnschenkeln betrachtet werden kann. Auch nach den beiden Seiten schickt das Kleinhirn einen Schenkel und hängt mit der Pars commissuralis zusammen. Hinten stösst es ferner mit den Hintersträngen, den Corpora restiformia, an der lateralen Erweiterung des 4. Ventrikels unter einem Winkel zusammen. Ventral von diesem Winkel entspringt der Trigeminus (*V*) aus der Seite der Pars commissuralis.

Der vierte Ventrikel (Fig. 42, 4)

ist die erweitere Fortsetzung des Centralkanals des Rückenmarkes und geht nach vorn wieder in den engeren Kanal des Mittelhirns, Aquaeductus Sylvii (*Sy*) über. Die grösste Erweiterung entspricht der Stelle des oben genannten Winkels, wo die Hinterstränge und der seitliche Theil des Kleinhirns zusammenstossen. Bis dahin gehen die beiderseitigen Hinterstränge (*h*) immer mehr auseinander, erreichen hier das Maximum ihrer Divergenz und gehen so ins Kleinhirn über, während

die beiderseitigen vorderen Schenkel des letzteren von hier aus anfangend nach vorn gegen den Aquaeductus Sylvii einander immer näher kommen. Die Seitenwände des Ventrikels werden also in der hinteren Hälfte von der Fortsetzung des Hinterstranges und in der vorderen von den vorderen Kleinhirnschenkeln gebildet.

Der Boden, d. h. die Fossa rhomboidalis (Fig. 42, *B I'*), wird von dem Nachhirn und der Pars commissuralis getragen. Er wird durch eine Längsfurche, Sulcus longitudinalis fossae rhomboidalis (*l*) halbirt und weist zu beiden Seiten derselben je einen Längswulst, Funiculus teres (*P'*), auf. Lateralwärts von dem letzteren kommt man in eine unebene Vertiefung, wo nach Rabl-Rückhard beim Alligator besondere Modellirungen wie die Eminentia vagalis und das Tuberculum trigemini nachweisbar sein sollen.

Das Dach des vierten Ventrikels wird im vorderen Abschnitt vom Velum medullare anterius (*v. a.*) und dem Kleinhirn zusammengesetzt, während der hintere Abschnitt durch eine leicht verletzbare Tela choroidea gedeckt wird. Dieselbe kommt vom Kleinhirn auf den Ventrikel schräg herunter und heftet sich beiderseits lose an die Taeniae medullares an.

Mittelhirn (Fig. 41, 42).

Der ventrale Theil steht mit der Pars commissuralis in continuirlichem Zusammenhang und ist deshalb schon im betreffenden Abschnitt erwähnt worden. Der dorsale Theil hat sich zu zwei mächtigen, länglichrunden Erhabenheiten, Corpora bigemina (*big*), entwickelt, welche durch eine tiefe Längsfurche von einander geschieden sind (Fig. 42, *B II'*); ferner sind sie je durch eine breite Querfurche hinten vom Kleinhirn und vorn vom Vorderhirn getrennt (Fig. 42). Die hintere von diesen Querfurchen ruht nämlich auf dem Dach des vierten Ventrikels und wird, wie bekannt, von dem Velum medullare anterius und den vorderen Schenkeln des Kleinhirns zusammengesetzt, während die vordere von dem Zwischenhirn gebildet wird.

An der Seite dieses Hirnabschnittes sieht man die vordere Fortsetzung der Pars commissuralis, nämlich die Pars pedun-

cularis, Rabl-Rückhard, zur Basis des Corpus bigeminum hinziehen und dann unter die von hier ausgehenden starken schrägen Faserzüge eintreten. Die letzteren entsprechen dem Brachium conjunctivum (Fig. 42, *B II'*, *III' br.*) und gehen nach vorn und ventral zum Chiasma nervorum opticorum.

Der Hohlraum des Mittelhirns, Aquaeductus Sylvii (*Sy*), zeigt nicht die Form eines einfachen Canals, sondern zieht sich zugleich in die Hohlräume der beiderseitigen Corpora bigemina hinein. Dadurch erscheint auf dem Querschnitt (Fig. 42, *B II'*) ein dreistrahliges Lumen (*Y*). Der untere, vertikale Strahl entspricht der eigentlichen Fortsetzung des Canals, während die beiden oberen Strahlen die Hohlräume in den Corpora bigemina darstellen.

Das Zwischenhirn (Fig. 41, 42)

ist zum grössten Theil durch die Thalami optici (Fig. 42, *Th*) repräsentirt. Dieselben sind länglichrunde Körper, welche mit ihrer Basis ventral von den Corpora bigemina, und zwar vor der Gegend beginnen, wo der Aquaeductus Sylvii in die zwei oben genannten Seitenräume ausläuft. Der Pars peduncularis (Fig. 42, *Pd*) aufsitzend, tauchen die Thalami nach vorne allmählich auf und kommen schliesslich in den breiten Querfurchen zwischen dem Vorder- und Mittelhirn zum Vorschein. Sie begrenzen medial den Ventrikel III (Fig. 41, 42, *B 3*) und sind lateral von den Fasern des Brachium conjunctivum (*br*) gedeckt. Ihre dorsale Fläche, welche dementsprechend in dem Raum zwischen dem dritten Ventrikel und dem Brachium conjunctivum zu liegen kommt, und welche vorn an die Vorderhirnhemisphären, hinten aber an das Corpus bigeminum grenzt, ist nur von der Tela choroidea bedeckt. An ihrem vorderen medialen Abschnitt ragt der Stiel der Epiphyse, welcher mit je einer feinen Wurzel von dem medialen vorderen Winkel der beiderseitigen Thalami entsteht, empor, steigt dann aufwärts und bildet in dem Niveau der Vorderhirnhemisphären eine trichterförmige Masse, die Pinealdrüse (*Pd*)[1]), von welcher wieder ein fadenförmi-

1) Die Bezeichnung „Pinealdrüse" ist eigentlich nicht gerechtfertigt, da man keine Drüsenstructur constatieren kann; die Bezeichnung „Pinealpolster" wäre vorzuziehen.

ger Stiel in der Richtung nach vorn und dorsalwärts ausgeht. Dieser endigt mit dem im Scheitelloch liegenden Parietalorgan (*pa*).

Der von den beiden Thalami seitlich abgeschlossene Ventriculus III (Fig. 41, 3; Fig. 42, *B III'* 3) ist die direkte Fortsetzung des Aquaeductus Sylvii, zeigt sich aber im Gegensatz zu diesem in einen spaltförmigen vertikal absteigenden Raum verwandelt, welcher sich ventralwärts ein wenig in das Infundibulum (*inf*) hinabzieht. Seine Decke wird, wie schon erwähnt, nur von der Tela choroidea gebildet, dagegen weist der Boden, namentlich bei der Betrachtung von der ventralen Seite her, verschiedene Gebilde wie die Substantia perforata, die Hypophysis mit dem Infundibulum (*inf*) und das Chiasma nervorum opticorum (*II*) auf.

Die vordere Wand des Ventrikels, welche in der Richtung nach vorn zu in die Zwischenspalte beider Hemisphären ein wenig einragt, wird durch eine sehr dünne Membran dargestellt, die zweifelsohne als Lamina terminalis (Fig. 42, *l. t.*) anzusehen ist. An der Grenze dieser und der lateralen Wand, etwas ventral von dem Epiphysenstiel befindet sich eine ziemlich grosse Oeffnung, das Foramen Monroi (Fig. 42, *M*), welche in den Seitenventrikeln des Vorderhirns hineinführt (Fig. 42, *C*). Direkt oberhalb dieser Oeffnung spannt sich eine dünne, die beiden Hemisphären verbindende Querbrücke aus, die Commissura pallii (Fig. 42, *c. pall.*), und ventral, ziemlich weit entfernt von ihr, exisitrt eine zweite Querbrücke, die Commissura anterior (*C. a.*). Ueber die Deutung und die feineren Verhältnisse dieser Commissuren verweise ich auf Rabl-Rückhard (234), Edinger (88) u. A., darf aber nicht unterlassen, noch einer dritten Commissur Erwähnung zu thun, welche, zwischen den Thalamus opticus und der vorderen Verlängerung des Corpus bigeminum liegend, über das Dach des Aquaeductus Sylvii von einer Seite zur andern sich quer hinüberzieht und als Commissura posterior (Fig. 42, *c. p.*) bezeichnet wird.

Das Vorderhirn (Fig. 41, 42)

setzt sich aus zwei Hälften, den Hemisphären, zusammen, welche durch eine mediane Spalte, die Incisura longitudinalis cerebri von einander getrennt sind, und an welchen man einen

Mantel- und Stammtheil unterscheiden kann. Der im Innern befindliche Hohlraum ist der Ventriculus lateralis (Fig. 42, *B IV' v. l.*). Jede Hemisphäre, deren Form von Edinger (88) bei den andern Sauriern in treffender Weise mit einer halbirten Birne verglichen worden ist, lässt sich bei der Hatteria besser als eine vierseitige Pyramide mit abgerundeten Kanten bezeichnen. Die Spitze der Pyramide richtet sich nach vorn, erzeugt dort den sogenannten Conus frontalis (Fig. 42, *c. fr.*) und geht in den später zu erwähnenden Lobus olfactorius (*I*) über. Die breitere, hintere Basis der Pyramide hängt mit der Pars peduncularis und dem Thalamus opticus zusammen und ist im übrigen durch die dem letzteren aufliegende breite Querfurche vom Corpus bigeminum abgesetzt. Die mediale Fläche der Pyramide ist platt, hat am hinteren Theil das bekannte Foramen Monroi und grenzt sich dadurch vom Thalamus opticus ab. Dorsal vom Foramen Monroi beginnt eine sanft bogenförmige Furche, Fissura arcuata septi, Edinger (Fig. 42, *f. arc.*), welche von da an schräg ab- und vorwärts bis zur Spitze der Hemisphäre läuft und dadurch die mediale Fläche derselben in zwei Abschnitte zerlegt, von welchen der dorsale dem grauen Hirnmantel angehört, während im ventralen die von Edinger als Septum (*sept*) und Area parolfactoria (*parolf*) bezeichneten Gebilde liegen. Das Septum ist eine länglichrunde Markmasse, welche lateralwärts in den Ventrikelraum buckelig hervorragt. Es ist nach hinten durch das Foramen Monroi vom Thalamus opticus getrennt und sitzt mit seinem ventralen Theile der vorderen Fortsetzung der Pars peduncularis auf. An seine dorsale hintere Ecke, dicht oberhalb des Foramen Monroi setzt sich die beim Zwischenhirn erwähnte Commissura pallii und nahe an die ventrale hintere die Commissura anterior an. Vor dem Septum befindet sich die Area parolfactoria, eine graue Masse, welche mit dem ventral liegenden Lobus olfactorius in continuirlichem Zusammenhange steht. Der letztere beginnt an der ventralen Fläche des Vorderhirns mit einem breiten Feld, Area olfactoria, verlängert sich dann im Canalis olfactorius unter allmählicher Verjüngung nach vorn und erreicht schliesslich das vordere erweiterte Ende des betreffenden Canales an der Decke der Nasenhöhle, um hier mit einer kolbigen Verdickung, Formatio bulbaris, Edin-

ger (Fig. 41, 42, *I*), zu endigen. Die Area olfactoria nimmt fast die ganze ventrale Fläche des Vorderhirns ein und wird durch eine bogenförmige Furche, die ich nach dem Vorgange Edinger's, der an Stelle der Furche eine Grube fand und sie als Fovea limbica bezeichnete, Sulcus limbicus nenne, — vom unteren Rand des dorso-lateralen Hemisphärenmantels abgegrenzt. An ihrem hinteren Theil ist ein schräger Faserzug sichtbar, welcher nach hinten abwärts unter die Chiasma nervorum opticorum zieht, und welchen Wiedersheim (288), Hirnschenkelfaserzug und Edinger Radiatio striothalamica nennen. Die dorsale und die laterale Fläche der Hemisphären gehen ohne scharfe Grenze in einander über und werden durch den Manteltheil dargestellt, welcher nach vorn zu dem oben erwähnten Conus frontalis (Fig. 42, *c. fr.*) sich verjüngt, dagegen nach hinten lateral zu einer dem Schläfenlappen[1]) entsprechenden Hervorragung sich verlängert und im übrigen die Wand und die Decke des Seitenventrikels bildet. Basalwärts, d. h. am Boden findet man einen der ganzen Hemisphärenform entsprechenden länglichrunden Körper. Dies ist das Corpus striatum (Fig. 42 *B*, *c. str.*), welches ventral mit der oben genannten Area olfactoria und der Pars commissuralis unmittelbar zusammenhängt und so den Stammtheil der Hemisphäre bildet.

Der Seitenventrikel (*v. l.*), welcher, wie bereits erwähnt, durch das Foramen Monroi (*M*) mit dem dritten Ventrikel communizirt, dehnt sich von da aus über und um das Corpus striatum nach allen Richtungen aus, sodass man an ihm ein vorderes enges Cornu anterius, eine mittlere geräumige Cellula media, und ein hinteres Cornu posterius mit Andeutung eines Cornus inferius unterscheiden kann[2]).

Die Hüllen des Gehirns

verhalten sich ebenso wie diejenigen des Rückenmarks. Die Dura mater ist mit der Schädelwand verwachsen und fixirt die Hirnnerven an ihren Austrittsstellen, dagegen geht die Pia mater

1) wohl richtiger: Lobus hippocampi!

2) Mit den obigen Bezeichnungen, zumal mit dem „Cornu posterius" postuliere ich nicht etwa eine directe Homologie mit den gleichnamigen Ventrikel-Abschnitten der Mammalia.

eine viel innigere Beziehung mit der Hirnsubstanz selbst ein, indem sie die Oberfläche derselben nicht nur in toto überzieht, sondern auch mit Falten und Fortsätzen in die Spalten und Tiefen derselben eindringt. Als besondere Bildungen sind die Tela choroidea superior und inferior zu erwähnen. Die erstere deckt die dorsale Fläche des Zwischenhirns und entsendet nach vorn und hinten je einen Fortsatz. Der vordere Fortsatz geht durch das Foramen Monroi in den Seitenventrikel hinein und endet in diesem mit einer fächerförmigen Verbreiterung. Mit diesem vorderen Fortsatz hängt auch der Plexus choroideus der Pinealdrüse zusammen, welcher bei dem einen der von mir untersuchten Thiere eine so voluminöse Entwickelung erlangt hatte, dass alle Hirnabschnitte, mit Ausnahme des Vorderhirns, dorsalwärts von ihm überlagert waren. Der hintere Fortsatz der Tela choroidea superior erstreckt sich durch den Aquaeductus Sylvii in die Hohlräume der Corpora bigemina, welche er beinahe ausfüllt.

Die Tela choroidea inferior bildet den hinteren Abschnitt der Decke des Ventriculus IV und wurde schon im betreffenden Abschnitt erwähnt.

Endlich ist noch ein Fortsatz der Pia zu berücksichtigen; dieser dringt in die Incisura longitudinalis cerebri und bildet gewissermassen eine Scheidewand zwischen den beiden Hemisphären. Mit ihm hängt die Lamina terminalis zusammen, welch' letztere deshalb bei der Wegnahme des ersteren gewöhnlich mit abgerissen wird.

B. Das periphere Nervensystem.

A. Gehirn-Nerven[1]).

N. olfactorius

ist im Abschnitt des Vorderhirns mit erwähnt, so dass ich darauf verweisen kann.

N. opticus

geht von dem Chiasma nervorum opticorum aus durch das Foramen opticum in die Augenhöhle und läuft auf der dorsalen Fläche des M. retractor oculi nach vorn zum Augapfel, dessen hinteren Pol er durchbohrt.

---

1) Ueber den Ursprung derselben vergl. Fig. 41.

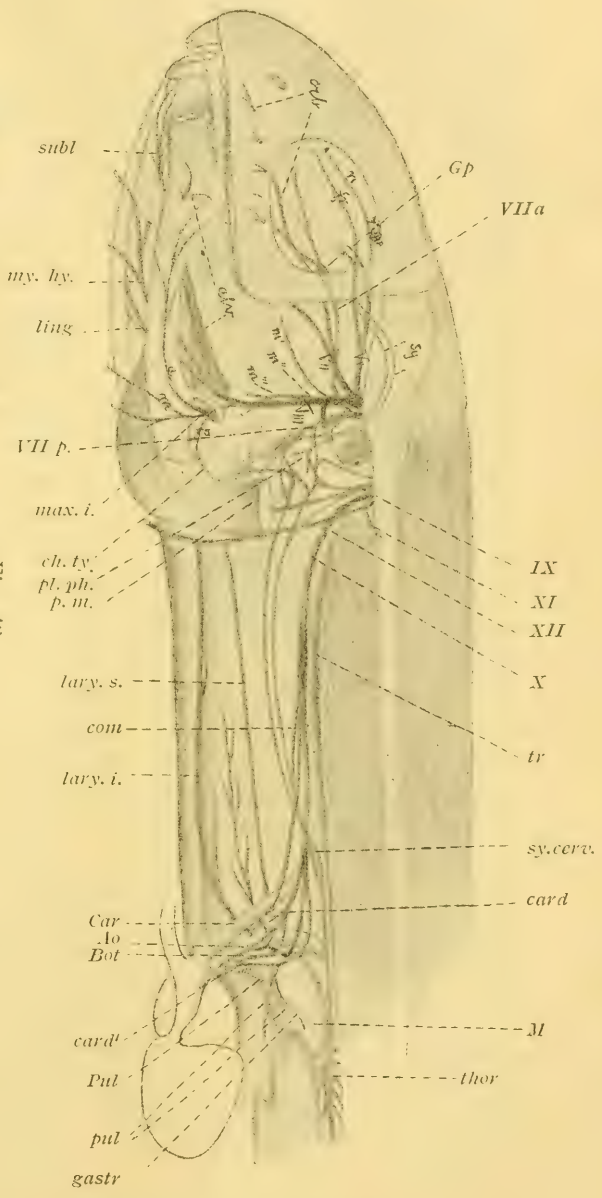


Fig. 43.

Die wichtigen Hirnnerven. V' = der I. Trigeminusast, V'' = der II. Trigeminusast, V''' = der III. Trigeminusast, *n* = Nasalis, *fr* = Frontalis, *orb* = Infra-orbitalis, *m'* = Muskelast f. Pterygoideus ext., *m''* = für Temporo-massetericus, *m'''* = für Pterygoideus internus, *max. i.* = Cutaneus recurrens maxillae inferioris, *p* = Ramus posterior, *m* = R. medius, *a* = R. anterior des letztgenannten Nerven, *ling* = Lingualis, *my. hy.* = Mylo-hyoideus, *subl* = Sublingualis, *alv* = Alveolaris inferior + Mentalis, *Sy* = zwei sympath. Fasern (Recurrens ad nervo facialem Fischeri). *VII a* = R. anterior des Facialis, *G. p.* = Ganglion palatinum, *VII p* = R. posterior des Facialis, *ch. ty.* = Chorda tympani, *IX, X, XI, XII* = Glosso-pharyngeus, Vagus, Accessorius, Hypoglossus, *pl. ph.* = Plexus pharyngeus, *p. m.* = M. parieto-mandibularis, *tr* = Ganglion trunci nervi vagi, *com* = Ram. communicans vagi, *Sy. cerv.* = Ganglion cervicale sympathici, *thor* = Ganglion thoracicum I des Sympathicus. *lary. s.* = Laryngeus superior, *lary. i.* = Laryngeus inferior (Recurrens), *Car* = Carotisbogen, *Jo* = Aortabogen, *Pul* = A. pulmonalis, *Bot* = ductus Botalli, *L* = Lunge, *M* = Magen, *card* = N. cardiaci, *card'* = R. cardiacus aus dem Plexus pulmonalis, *pul* = RR. pulmonales, *gastr* = R. gastricus.

N. oculomotorius (Fig. 18, 44)

entspringt von der ventralen Fläche des vorderen Endes des Hinterhirns, läuft nach vorn und ein wenig lateralwärts und

tritt durch ein Loch am hinteren Winkel des Septum interorbitale oberhalb des Ursprungs des M. retractor oculi in die Orbita ein. Beim Eintritt in dieselbe giebt er zunächst einen R. muscularis ab, welcher medialwärts gleich in den Ursprung des M. rectus superior eindringt und ihn versorgt. Bald danach theilt er sich innerhalb der Orbita in den oberflächlichen schwächeren R. superficialis s. ciliaris und den tiefer liegenden R. profundus s. muscularis.

Der erstere bildet nach einem kurzen Verlauf in der Continuität seines Stammes eine ovale Verdickung, das Ganglion ciliare[1]) (Fig. 44, *g. c.*), und nimmt erst nachher den R. ciliaris aus dem N. frontalis des ersten Trigeminusastes auf. Aus dieser Vereinigung gehen dann zwei ziemlich bedeutende Nervuli ciliares (Fig. 44, *cil*) zum Augapfel und ein oder zwei feinere Nervuli musculares zum M. retractor oculi ab.

Der zweite Ast, R. muscularis, tritt in die Tiefe der Augenhöhle ein und kommt an die ventrale Seite des Augapfels zu liegen. Er giebt zunächst einen Ast für den M. rectus inferior, und dann je einen solchen für den M. rectus medialis und obliquus inferior ab. Der für den M. rectus medialis bestimmte Zweig zieht an der ventralen Seite des M. rectus inferior, kreuzt dann diesen und steigt medialwärts zu dem genannten Muskel auf, während derjenige für den M. obliquus inferior über den Infraorbitalboden direct nach vorn zu dem für ihn bestimmten Muskel sich begiebt.

N. trochlearis (Fig. 44, *IV*)

entspringt zwischen Mittel- und Hinterhirn an der Seite des Velum medullare anterius, schlägt sich um die Basis des Corpus bigeminum herum, und läuft beinahe gerade nach vorn, um das Septum interorbitale an seinem hinteren Theil, oberhalb des Ursprungs des M. rectus superior schräg nach vorn zu durchsetzen und in die Orbita einzutreten. Hier zieht er über die laterale Fläche des M. rectus medialis fast gerade nach vorn und erreicht den hinteren Rand des M. obliquus superior.

N. trigeminus (Fig. 43, 44, 45)

entspringt mit einer relativ mässig starken Wurzel an der

1) Siehe unter Trigeminus S. 600.

Grenze zwischen dem Hinter- und Nachhirn von der lateralen Seite und tritt durch die Spalte zwischen Prooticum und Columella nach aussen und bildet genau an seinem Austritt das Ganglion Gasseri. Vor der Bildung des letzteren giebt er den ersten Ast ab und zerfällt dann gleich in die beiden anderen Aeste.

Ramus I (Fig. 43, 44, V').

Dieser ist der schwächste Trigeminusast. Er hat einen selbständigen Ursprung und berührt das Ganglion Gasseri nur an seiner Basis. An der medialen Seite der Columella gerade nach vorn laufend, tritt er am Ursprung des M. rectus lateralis in die Orbita und theilt sich gleich in zwei Aeste, in den medialen N. nasalis (*n*) und den lateralen N. frontalis (*fr*).

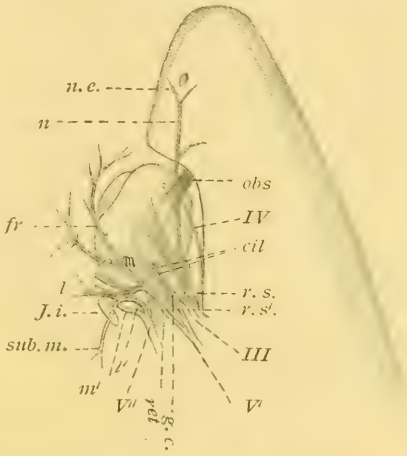


Fig. 44.

Muskeln und Nerven der Augenhöhle der linken Seite. *ob. s.* = Obliquus superior, *r. s.* = Rectus superior, *ret* = Retractor, *III* = Oculomotorius, *IV* = Trochlearis, *V'* = Trigeminus (I. Ast), *V''* = Trigeminus (II. Ast), *g. c.* = Ganglion ciliare, *cil* = Nervuli ciliares, *r. s'.* = der den Rect. superior versorgende Ast des Oculomotorius, *n* = N. nasalis, *n. e.* = Nasalis externus, *fr* = Frontalis, *m* = Palpebralis superior medialis, *l* = Palpebr. sup. lateralis, *J. i.* = Jugale inferius, *m'* = Palpebr. inferior medial., *l'* = Palpebralis inferior lateral., *sub. m.* = Subcutaneus malae.

N. nasalis giebt zunächst über der dorsalen Fläche des M. retractor oculi den R. ciliaris zum gleichen des N. oculomotorius ab, setzt darauf seinen Weg gerade nach vorn zwischen den Bulbus einerseits und den M. rectus superior und obliquus superior andererseits fort und gelangt an das Foramen ethmoidale. Bis dahin giebt er keinen Zweig mehr ab und verbreitet sich dann im Innern der knorpligen Nasenhöhle. Seine Fortsetzung geht aber noch weiter nach vorn und tritt oberhalb der äusseren Nasenöffnung zur Haut hinaus, um sich hier in die Nn. nasales externi (*n. e.*) aufzulösen.

N. frontalis geht nach vorn und lateralwärts und theilt sich am hinteren (äusseren) Augenwinkel in den N. palpebralis

superior medialis und Nn. palpebrales superiores laterales. Der erstere (*m*) stellt die eigentliche Fortsetzung des N. frontalis dar, geht nach vorn und lateralwärts und spaltet sich an der lateralen Seite des Augapfels in zwei Zweige, in den grösseren N. palpebralis superior medialis und den kleineren N. frontalis, von denen ersterer dem oberen Lidrande entlang nach dem medialen Augenwinkel hin läuft und in demselben sich verzweigt, während letzterer direct in der Haut des lateralen Theiles der Stirne sich verbreitet.

Die zweite Gruppe der Aeste des N. frontalis, nämlich die Nn. palpebrales superiores laterales (*l*), besteht aus zwei bis drei Aestchen, welche an dem äusseren Augenwinkel zum oberen und auch unteren Augenlid gehen und dort enden. Sie gehen viele Anastomosen mit dem N. palpebralis inferior sowie mit dem N. infraorbitalis des zweiten Trigeminusastes ein, sowohl an der lateralen wie der ventralen Seite des Augapfels. An der lateralen Seite des letzteren geht nämlich ein feiner Ast zum N. palpebralis inferior des zweiten Trigeminusastes und tritt vor dem Abgang des N. subcutaneus malae (*sub. m.*) aus dem letzteren an ihn heran.

Ganglion ciliare.

Ueber die Natur des Ganglion ciliare sowie die Beziehung desselben zu den anderen Nerven war man lange nicht einig, bis die Frage durch neuere Untersuchungen so ziemlich ihre Erledigung gefunden hat. Es mag deshalb von Interesse sein, einen kurzen historischen Rückblick zu eröffnen.

Remak (243) hat das betreffende Gebilde als dem Trigeminus angehörig betrachtet. Es heisst bei ihm (S. 22): „Der Nervenstamm (Trigeminus) besteht aus zwei dicken, unter spitzem Winkel aus einander weichenden Schenkeln, welche in dem Ganglion Gasseri zusammen kommen. Der obere Schenkel verläuft zur oberen Fläche der Augenblase seiner Seite. Daselbst schwillt er in ein halbmondförmiges Ganglion, G. ciliare, an."

Armand de Watteville (285) sagt (S. 154): „This „ciliary" nerve probably consists of elements of the fifth, along with fibres from the third and sympathetic."

Nach Reichart (241) (S. 17) erhält das Ganglion ophthalmicum die grössere Anzahl von sympathischen Fasern durch

die Bahn des Oculomotorius, und eine weitere Quelle derselben sind die langen Wurzeln des Ganglions.

Die umfangreiche und sorgfältige Untersuchung Schwalbe's (257) führte ihn zu dem Resultat, dass das Ciliarganglion weder dem Sympathicus, noch dem Trigeminus angehöre, sondern dem Stamm des Oculomotorius, welch letzterer einen selbständigen segmentalen Kopfnerven darstelle. Das Ganglion sei also im Sinne eines Spinalganglions zu betrachten.

Nach W. Krause (192) soll der grösste Theil des Ganglion ciliare das letzte sympathische Grenzganglion am Kopfe repräsentiren, genetisch auf das Ganglion Gasseri zurückzuführen und dem N. trigeminus zuzuweisen sein.

Beard (45) bemerkt, dass man zwei Ganglien unterscheiden müsse. Nach ihm entwickelt sich bei Acanthias ein Ganglion aus dem Mesencephalon, „Mesocephalic-Ganglion", welches eigentlich dem Ophthalmicus profundus angegehört, später mit dem Ganglion Gasseri verschmilzt und wie das letztere den segmentalen Hirnnervenganglien gleich zustellen ist; dagegen entwickelt sich das Ciliarganglion viel später als die segmentalen Hirnganglien und stellt nicht das Ganglion der hinteren Wurzel eines Hirnnerven dar, sondern gehört wahrscheinlich dem Sympathicus an.

Gegen die Vermuthung dieses Forschers, dass Alle, die vor ihm von einem Ciliarganglion gesprochen haben, dasselbe nicht gekannt, sondern sein „Mesocephalic-Ganglion" dafür genommen hätten, bemerkt His (159) (S. 421) Folgendes: „Das Ganglion, welches Remak, ich selber und so manche andere gesehen haben, ist nun aber mit dem altbekannten Ganglion ciliare identisch. Darüber ist, wie mir scheint, nicht zu streiten, und es hängt diese rein thatsächliche Frage nicht im Geringsten damit zusammen, ob man demselben den Werth eines spinalen oder den eines sympathischen Ganglions zuschreiben will."

His selber will das Ganglion ciliare als das Stammganglion des R. ophthalmicus des Trigeminus bezeichnet wissen und steht somit in einem Gegensatz auch zu Schwalbe. Dabei betont er, dass das Ciliarganglion nicht über dem Mittelhirn, sondern über dem Vorderhirn entsteht, während der Oculomotorius ein unzweifelhaftes Product des Mittelhirns ist.

Gaskell (113, 114) führt als „the lateral ganglionated

splanchnic roots" den Oculomotorius (lateral root) und als das dazu gehörige Ganglion das G. ciliare an und äussert sich in seiner andern Arbeit folgermaassen (S. 164): „Neither part of this ganglion then is connected with any large fibred sensory nerves from the Vth, it is connected only with very fine efferent nerve fibres which come mainly from the IIIrd nerve; it is in fact as typical a motor vagrant ganglion as any in connection with the spinal nerves."

Es gelang nun endlich G. Retzius (247, 248), durch die Osmiumsilbermethode auch im Ganglion ciliare multipolare Nervenzellen nachzuweisen, welche dem sympathischen System eigen und welche von den bipolaren Formen in den Spinalganglien wohl unterschieden sind. Dadurch ist die Natur des Ganglions mit Sicherheit festgestellt.

Auch der neuere Degenerationsversuch von Apolant (8) beweist, dass das Ganglion selbst sympathischer Natur ist und dass alle Oculomotoriusfasern im Ganglion ihr Ende finden.

Bei der Hatteria liegt das Ganglion ciliare entschieden im Stamme des R. superficialis des Oculomotorius und ein Zusammenhang mit dem Trigeminus besteht nicht, indem der letztere sich mit dem aus dem Ganglion austretenden Stamm erst distal von ihm vereinigt, ohne aber eine merkbare Verdickung zu bilden, in welcher irgend welche Nervenzellen nachweisbar sind. Dieses eigenthümliche Verhalten scheint in der Reptilienreihe einzig da zu stehen; wenigstens finden wir bei Fischer (93) keine ähnliche Angabe. So sagt dieser Forscher, dass der Ciliarast des Trigeminus in den meisten Fällen von der Seite her in die Mitte oder den vorderen Theil des Ganglions eintritt und nur bei Salvator Merianae die beiden Rr. ciliares des Oculomotorius und Trigeminus vor der Bildung des Ganglions zusammentreffen. Jedenfalls spricht der vorliegende Fall bei der Hatteria eher für die Behauptung von Schwalbe und Gaskell, als für diejenige von Remak und His; ob aber in dem Ciliarganglion selbst neue Elemente entspringen, die eine gleiche Bedeutung haben wie die sympathischen, wie Beck (46) vermuthet hat, oder ob der Trigeminus auf einem rücklaufenden Weg ihm sympathische Fasern zuführt, muss ich vor der Hand dahingestellt sein lassen.

Ramus II (Fig. 43, 44, 45 V'')

theilt sich vor dem Eintritt in die Orbita in zwei grosse Aeste, in den N. palpebralis inferior *(palp)* und N. infraorbitalis (*orb*).

Der N. palpebralis inferior geht von der Theilungsstelle schräg lateralwärts und vorn und zerfällt an der inneren Seite des vorderen Endes des Jochbogens in zwei Aeste, nämlich den N. palpebralis inferior lateralis (Fig. 44 *l'*, Fig. 45 *l*) und medialis (Fig. 44 *m'*, Fig. 45 *m*).

Der erstere nimmt zunächst den schon bekannten R. communicans vom N. palpebralis superior lateralis auf und vertheilt sich nach der Abgabe des N. subcutaneus malae, welcher nach der Durchbohrung des unteren Jochbogens in der Haut der Wange endet, — im unteren, aber auch im oberen Augenlid.

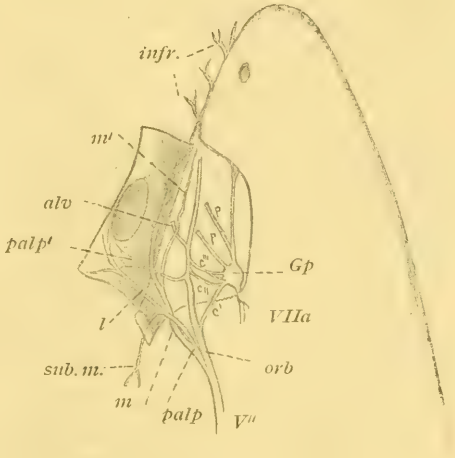


Fig. 45.

Tiefliegende Nerven der Augenhöhle (linke Seite). V'' = der zweite Trigeminusast, *VIIa* = Ram. anterior des Facialis, *G. p.* = Ganglion palatinum, *orb* = Infraorbitalis, *palp* = Palpebralis inferior, c' = Communicans posterior, c'' = Com. medius, c''' = Com. anterior, *p. p.* = Aeste des Facialis für die Gaumenzähne, *infr* = Nn. cutanei infraorbitales, *palp'* = N. palpebralis inferior des Infraorbitalis, *l* = Palpebralis inferior lateralis, *m* = Palpebr. inferior medialis, *m'* = Ram. glandularis, *sub. m.* = Subcutaneus malae.

Der zweite ist tiefer gelagert und läuft entlang dem unteren Augenlid nach vorn und verbreitet sich mehrfach in demselben. Von ihm geht ein feiner, varicös aussehender R. glandularis (*m'*) ab, welcher sich an seinem Ursprung vom N. palpebralis inferior medialis abtrennt, in die Tiefe wendet und zwischen dem Infraorbitalkopf des M. pterygoideus und dem knöchernen Boden der Orbita dem N. infraorbitalis beinahe parallel nach vorn läuft und nach einer langen Strecke endlich in die Glandula Harderiana eintritt.

Der N. infraorbitalis (Fig. 45 *orb*, 43 *orb*) geht nach der Abtrennung vom N. palpebralis inferior in die Tiefe und läuft

wie der vorhin genannte R. glandularis über den Infraorbitalboden nach vorn, um am vorderen Ende der Orbita in einen Knochenkanal des Oberkiefers einzutreten und nach Durchbohrung desselben in der Haut der Schnauzenspitze zu enden. Er gibt auf diesem Wege mehrere Aeste ab, und zwar drei mediale Rr. communicantes zum Ganglion palatinum und mehrere laterale, welche als N. palpebralis inferior, alveolaris superior posterior und als Nn. cutanei infraorbitales bezeichnet werden können.

Mediale Aeste, Rami communicantes:

R. communicans posterior (*c'*). Entspringt gleich nach dem Eintritt des R. infraorbitalis in die Orbita von diesem und geht an der ventralen Seite des infraorbitalen Kopfes des M. pterygoideus externus nach vorn und medial zum Ganglion palatinum.

R. communicans medius (*c''*) ist viel schwächer als der vorige, entspringt in der Orbita vom N. infraorbitalis und läuft unterhalb des infraorbitalen Ursprunges des M. pterygoideus quer medianwärts zum Ganglion, vereinigt sich aber, ehe er dasselbe erreicht, mit dem vorigen Nerven.

R. communicans anterior (*c'''*) geht vom N. infraorbitalis eine Strecke weiter vorn als der vorige ab und läuft, in zwei Aeste getheilt, quer hinüber zum Ganglion und zwar zum vorderen Theil desselben.

Diese drei Rr. communicantes zusammen könnten der Lage nach wenigstens dem R. communicans posterior nervi palatini cum nervo maxillaris superiore von Fischer entsprechen. Ein dem R. communicans anterior Fischer gleichender Ast kommt der Hatteria nicht zu.

Laterale Aeste des N. infraorbitalis:

N. palpebralis inferior (*palp'*) ist ein feiner Ast, welcher fast von der gleichen Stelle wie der R. communicans medius entspringt und lateralwärts zum unteren Augenlid geht und hier in ganz feine Zweigchen zerfällt, deren einige mit den gleichen des N. palpebralis inferior lateralis Anastomosen eingehen.

N. alveolaris superior posterior (*alv*) geht etwas vorn von der Stelle ab, wo medialwärts der R. communicans anterior sich abzweigt und tritt nach einem kurzen, lateralwärts gerichteten Verlauf in ein Loch des Oberkiefers, innerhalb dessen er in mehrere

Rr. dentales und cutanei zerfällt, welch letztere die Knochenplatte des Oberkiefers nach aussen durchbohren und in der Haut der Schnauze sich verbreiten.

Nn. cutanei infraorbitales (*infr*) sind mehrere kleine Hautäste, welche während des Verlaufes des N. infraorbitalis durch den Oberkiefer von ihm abgegeben werden und nach aussen zur Haut der Schnauze gelangen.

Die Fortsetzung des N. infraorbitalis (*infr*) geht durch den Kanal des Oberkiefers nach vorn und tritt durch das Foramen infraorbitale nach aussen, um sich in der Haut der Schnautzenspitze zu verbreiten. Im Laufe durch den Kanal werden ausser den genannten Nn. cutanei auch mehrere Zweigchen zu den Zähnen abgegeben, Nn. dentales superiores.

Als einen bei den Sauriern constanten Ast des zweiten Trigeminusastes erwähnt Fischer (93) den sog. R. recurrens ad nervum facialem. Derselbe steigt nach ihm vom zweiten Ast des Trigeminus an der inneren Seite der Knochenleiste, welche vom Scheitelbein zum Querfortsatz des Hinterhauptbeines sich erstreckt, aufwärts zur Stirnhaut, wendet sich längs eines starken Gefässstammes (Arteria temporo-muscularis Bojanus) rückwärts und senkt sich schliesslich hinter dem Querfortsatz des Hinterhauptes abwärts in den hinteren Hauptstamm des Facialis ein.

Ein ähnliches Verhalten kommt auch der Hatteria zu: es handelt sich aber um zwei ganz feine Nerven (Fig. 43 *Sy*), welche die Art. temporalis plexusartig umgreifen. Sie stammen wie mir scheint vom Plexus tympanicus her, steigen mit der genannten Arterie durch die Spalte zwischen Prooticum und Quadratum nach vorn und aufwärts und gelangen dann zwischen den M. temporo-massetericus und pterygoideus externus direct unter die Haut der Temporalgegend. Von hier an gehen sie, noch stets in Begleitung der Arterie, an der Innenseite des Arcus jugalis superior abwärts, um am hinteren Eingang der Orbita in einen Plexus sich aufzulösen. Constant hat sich die Anastomose mit dem ersten Trigeminusast nachweisen lassen; dagegen konnte ich diejenige mit dem zweiten Ast des Trigeminus wegen der Feinheit der Plexuszweige und wegen ihres ungünstigen Lageverhältnisses innerhalb des postocularen lockeren Gewebes präparatorisch nicht mit Sicherheit darstellen, obwohl man sie wohl annehmen könnte. Bei einem sehr grossen Spiritusexemplar von

Monitor, den ich zur Controlle untersucht habe, war nur die Anastomose mit dem zweiten Trigeminusast deutlich ausgesprochen, während eine solche mit dem relativ schwachen ersten Trigeminusast präparatorisch nicht festgestellt werden konnte. Es kommt bei diesem Thier nur ein einziger Nerv vor, welcher sich durch mehrere Zweigchen mit dem zweiten Trigeminusast verbindet und im übrigen ebenfalls in einen feinen Plexus sich auflöst.

Sowohl bei der Hatteria wie bei dem Monitor war der Zusammenhang des in Rede stehenden Nerven mit dem Plexus tympanicus immer constant nachweisbar, dagegen ein solcher mit dem Hinterstamm des Facialis in beiden Fällen nicht vorhanden. Auf Grund dieser Thatsache gebe ich also gerne zu, wenn Fischer diesem Nerven, d. h. seinem R. recurrens ad nervum facialem eine sympathische Natur zuschreibt und diese Verbindung als den oberflächlichen Kopftheil des Symphathicus bezeichnet, halte es jedoch für naturgemäss, ihn schlechthin als eine vordere Fortsetzung des sympathischen Systems aufzufassen, und nicht als einen besonderen Ast des Trigeminus, wie es von jenem Forscher gethan worden ist; denn der Zusammenhang mit dem Trigeminus ist, wie oben betont wurde, nicht constant und die Art der Verbindungen beider Nerven rechtfertigt nicht, von einem besonderen Aste zu reden.

Ramus III (Fig. 43 V''')

ist der stärkste von den drei Aesten des Trigeminus. Er zieht nach dem Austritt aus dem Ganglion Gasseri zwischen den Mm. pterygoideus externus und temporo-massetericus fast gerade abwärts zur medialen Seite des Coronoideum, tritt dann in's Foramen mandibulare und zerfällt in drei Endäste. Während seines Verlaufes gibt er ab:

R. muscularis posterior (m''). Dieser geht schon an der Wurzel des R. III ab und tritt nach einem kurzen Verlauf lateralwärts und hinten in den M. temporo-massetericus ein.

R. muscularis anterior (m'). Derselbe wird ein wenig mehr unterhalb als der vorhergehende abgegeben, läuft fast horizontal nach vorn und tritt in den M. pterygoideus externus ein.

R. muscularis inferior (m'''). Dieser Ast wird unterhalb des vorigen vom Stamm abgegeben und steigt herab, um nach Zerfall in einige Zweige in der grossen Masse des M. pterygoideus internus zu enden.

N. recurrens cutaneus maxillae inferioris (Fischer) (*max. i*). Dieser Nerv wird am Eintritt des R. III in's Foramen mandibulare von ihm entlassen, zieht durch den Knochen des Unterkiefers ein wenig nach hinten und lateral und tritt durch ein besonderes Loch am hinteren zweiten Viertel des Unterkiefers nach aussen und zerfällt dann in drei Hautäste, welche wohl in den R. cutaneus maxillae inferioris posterior, medius und anterior eingetheilt werden können. Der Verlauf dieser drei Aeste ist nicht so einfach, wie es von Fischer bei anderen Sauriern beschrieben worden ist.

R. cutaneus maxillae inferioris posterior (*p*) nimmt seine Richtung nach hinten und verbreitet sich in der Haut des Kieferwinkels sowie in der Gegend des äusseren Gehörapparates.

R. cutaneus maxillae inferioris medius (*m*) ist etwas mächtiger und theilt sich in drei Aeste, von denen zwei entlang dem unteren Rande des Unterkiefers nach vorn verlaufen und in der Haut der Kinn- und Unterkinngegend sich verzweigen, während ein dritter quer nach der Medianlinie des Halses zieht und in der Haut der Zungenbeingegend endet.

R. cutaneus maxillae inferioris anterior (*a*), geht wieder parallel dem Kieferrande nach vorn und versorgt hauptsächlich die Unterlippe. Er steht mittelst feiner Zweigchen mit den gleichen des N. mentalis in Anastomose.

Endäste des R. III:

N. mylo-hyoideus (*my. hy*) ist der hinterste von den drei Endästen, durchbohrt den Unterkiefer in einer schrägen Richtung von hinten dorsal nach vorn ventral, tritt etwa in der Mitte des Kieferrandes an dessen Innenfläche auf, zerfällt in mehrere Aeste, welche theils in den vorderen Abschnitt des M. subcutaneus colli sich verbreiten, theils nach Durchbohrung des Muskels an seinem Ursprung in der Haut enden. Ein grösserer Ast läuft parallel dem Kieferrand nach vorn und versorgt mit mehreren feinen Zweigchen die Haut an dem vorderen Kieferwinkel.

N. lingualis (*ling*) ist der mittlere Endast. Bald nach der Abtrennung von seinen beiden Nachbarästen nimmt er noch innerhalb des Canalis alveolaris die Chorda tympani (*ch. ty*) aus dem Facialis auf, durchsetzt ebenfalls den Unterkieferknochen schräg abwärts und tritt eine kurze Strecke hinter dem N. mylo-hyoideus

hervor. Nachdem er hier den N. sublingualis abgegeben hat, läuft er schräg nach vorn und medianwärts, tritt auf die dorsale Fläche des M. cerato-mandibularis, etwa an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel der ganzen Muskellänge auf, setzt die Richtung noch weiter fort, durchbohrt den M. genio-glossus von der ventralen Seite her und kommt an der dorsalen Seite desselben Muskels zum Vorschein, wo er dann die Endverzweigung des Hypoglossus aufnimmt und eine Art Plexus (Fig. 20 *ling*) bildet. Hierauf theilt er sich in mehrere Zweige, welche an der dorsalen Fläche des M. genio-glossus weiter laufen und theils entlang dieses Muskels, theils nach der Durchbohrung des vorderen Teiles des M. hyoglossus zu dem vorderen Theil und zur Spitze der Zunge gelangen.

Ein Zweig von ihm, der N. sublingualis (*subl*), dringt gerade unterhalb der Austrittsöffnung des N. mylo-hyoidens in den Knochen des Unterkiefers ein, durchsetzt diesen eine ziemliche Strecke weiter nach vorn und kommt an der hinteren Grenze des vorderen Viertels des Unterkiefers aus dem Knochen wieder zum Vorschein. Zwischen dem Unterkieferknochen einerseits und der Schleimhaut des Mundbodens andererseits begibt er sich weiter nach vorn bis zum vorderen Mundwinkel und gibt zahlreiche Zweigchen der Schleimhaut des Mundbodens ab.

N. alveolaris inferior (*alv*) ist der vorderste Endast, geht durch den Canalis alveolaris nach vorn, unter Abgabe mehrerer Rr. dentales und tritt an der lateralen Seite des Unterkiefers, etwa an der hinteren Grenze des vorderen Viertels seiner Länge, als N. mentalis aus, um sich in der Haut und Schleimhaut der Schnauzenspitze zu verbreiten und theilweise auch mit dem vorhin genannten Zweigchen des R. cutaneus anterior aus dem N. recurrens maxillae inferior eine Anastomosenbildung einzugehen [1]).

N. abducens (Fig. 18 *VI*)

entspringt ventralwärts an der Grenze zwischen dem Hinter- und

1) Fischer führt als Ast des R. III. des Trigeminus einen zweifelhaften Nerven an und schlägt vor, denselben als R. subcutaneus malae zu bezeichnen; ein solcher kommt aber bei der Hatteria im Bereich des dritten Trigeminusastes nicht vor, und ein als subcutaneus malae zu bezeichnender Nerv gehört entschieden dem zweiten Trigeminusaste an, worüber ich auf S. 603 verweise.

Nachhirn an jener Stelle, wo lateral der Trigeminus hervorkommt, läuft ein wenig ventral und zugleich vorwärts und verlässt die Schädelhöhle durch einen Kanal des Basisphenoid, welcher aussen an dem Winkel zwischen Pterygoid und Columella sich öffnet. Sodann geht er über die laterale Fläche des Ursprunges des M. retractor oculi nach vorn und erreicht, nach Abgabe eines R. muscularis an den genannten Muskel, den M. rectus lateralis an dessen lateraler Fläche.

N. facialis (Fig. 43, 45)

zweigt sich von dem vorderen Ast des Acusticus ab, durchbohrt als ein dünner Nerv das Prooticum ventralwärts und bildet an seiner Austrittsstelle ein kleines Ganglion, aus welchem zwei Aeste, R. anterior und posterior gehen.

R. anterior, N. palatinus Fischer (*VII a*) ist ebenso stark wie der R. posterior, geht zunächst in sagittaler Richtung an der medialen Seite der Columella nach vorn und empfängt dabei einen R. communicans vom sympathischen Plexus tympanicus (R. communicans cum n. glosso-pharyngeo Fischer). Sodann zieht er über die dorsale Fläche des Pterygoid nach vorn in die Augenhöhle und bildet hier in der Grube an der hinteren Ecke des Palatinum ein Ganglion, G. palatinum (Fig. 43, 45 *G. p*), zu welchem die medialen Rr. communicantes des N. infraorbitalis hinzutreten. Jenseits des Ganglion setzt er seinen Weg über dem Infraorbitalboden weiter nach vorn fort, bis er am vorderen Ende des letzteren die Nasenhöhle erreicht. Hier zerfällt er in einen medialen und lateralen Ast und versorgt die Schleimhaut der Nasenhöhle sowie der Mündung der Choanen am Munddach. Innerhalb der Orbita gibt er zwei ganz feine Aeste ab (Fig. 45 *p. p*), welche den Knochen des Orbitalbodens durchbohren und zu den Zähnen des Palatinum gehen. Fischer scheint diese letzteren Aeste bei den anderen Reptilien vermisst zu haben.

Das Ganglion palatinum, dessen Zusammensetzung schon bekannt ist, stellt ein beinahe ovales Gebilde dar und schickt einen feinen Nerven ab, welcher das Palatinum durchsetzt, am Foramen palatinum zum Vorschein kommt und in der Schleimhaut des Gaumens sich verbreitet. Fischer hat diesen Gaumennerven nur angenommen, ohne ihn aber de facto herauspräpariren zu können. Das Ganglion selbst dürfte wohl als ein sympathisches aufgefasst werden

dessen sympathische Elemente meiner Ansicht nach vom R. communicans cum n. glosso-pharyngeo Fischer herstammen. Ich bin also hierin anderer Ansicht als der letztgenannte Forscher. Bekanntlich bezeichnet dieser als R. communicans cum n. glosso-pharyngeo einen Zweig, welcher vom N. palatinus entspringt und nach hinten zum N. glosso-pharyngeus geht. Ich fasse ihn in umgekehrter Weise auf und leite ihn vom Plexus tympanicus zum Facialis her; auf Grund dessen könnte man ihn dem N. petrosus profundus major und den R. anterior des Facialis selbst dem N. petrosus superficialis major gleichstellen, welche beide schliesslich als N. Vidianus zum Ganglion palatinum treten. Diese Auffassung findet auch eine Stütze bei Rabl, welcher den N. petrosus superficialis major als den R. palatinus s. pharyngeus des Facialis betrachtet und ihn den Rami pharyngei des Glosso-pharyngeus und Vagus gleichstellt.

R. posterior, der hintere Hauptstamm Fischer (Fig. 43 *VII p*) geht durch die Spalte zwischen Prooticum und Quadratum nach hinten lateral abwärts und kommt zwischen das letztere und den Stapes zu liegen. Hier gibt er einen feinen Ast ab, welcher eine später zu erwähnende sympathische Geflechtbildung eingeht. Darauf zieht er weiter lateralwärts und wendet sich dann nach Abgabe der Chorda tympani und eines Communicationsastes zum M. parieto-mandibularis, den er mit einigen Zweigen versorgt, um den hinteren Kieferwinkel medianwärts und oralwärts herum und verbreitet sich in den M. subcutaneus colli (Fig. 20 *VII p*). Seine Aeste sind also Rami communicantes und Chorda tympani.

Ausserdem findet sich bei der Hatteria ein kleiner Zweig, welcher wahrscheinlich vom Ganglion N. facialis selbst herstammt und welcher durch einen Canal innerhalb des Prooticum austritt und sich dem Plexus tympanicus und pharyngeus hinzugesellt. Alle die genannten, an der Bildung des sympathischen Pharynxgeflechtes sich betheiligenden Rami communicantes dürften wohl dem R. communicans cum n. glosso-pharyngeo externus Fischer entsprechen.

Chorda tympani (Fig. 43 *ch. ty*) gibt nach ihrem Abgang vom R. posterior einen feinen R. communicans ab, welcher mit einem gleichen aus dem Plexus pharyngeus zu einem feinen Nerven sich verbindet und kleinere Zweige an das Trommelfell ent-

sendet. Darauf legt sie sich dann an die mediale Fläche desselben an, halbirt diese in der dorso-ventralen Richtung und kommt an dessen unterem Rand zum Vorscheine. Nunmehr wendet sie sich um den hinteren Rand des Quadratum herum zur medialen Seite des Unterkiefers, dringt direct unterhalb des Gelenkkopfes in das Loch des Angulare hinein, durchsetzt den Unterkiefer eine Strecke weit nach vorn, erreicht endlich den N. lingualis am Foramen mandibulare und verbindet sich mit ihm, ohne eine besondere Anschwellung zu erzeugen.

Ueber die Herkunft der in der Chorda enthaltenen Geschmacksfasern, d. h. über die Frage, ob sie vom N. intermedius oder vom Trigeminus (vom Lingualis, Chorda, Facialis, Nervus petrosus superficialis major, Ganglion spheno-palatinum zum zweiten Ast oder durch Vermittlung des N. auriculo-temporalis zum dritten Ast) oder vom Glosso-pharyngeus herrühren, ist man bekanntlich noch nicht im Reinen.

Schiff (256) hält den folgenden Weg für die die Zunge versorgenden Fasern für erwiesen: Chorda — Facialis — Ganglion geniculi — Petrosus superficialis major — Ganglion spheno-palatinum — II. Ast — Lingualis.

Dagegen spricht aber schon der Versuch Prévost's, welcher bei 5 Hunden das Ganglion spheno-palatinum total exstirpirt hat, ohne den Geschmack dadurch beeinträchtigt zu finden.

Carl (58) (S. 172) stellt folgende Hypothese auf: Die Geschmacksfasern treten zuerst in den R. lingualis des Trigeminus ein und während nun der grössere Theil derselben via Ganglion oticum—Petrosus superficialis minor—Plexus tympanicus—Ganglion petrosum zum Glosso-pharyngeus gelangt, biegt ein möglicherweise individuell variabler Bruchtheil in die Chorda tympani ein, passirt so die Paukenhöhle und legt sich in diesem Nerven dem Facialis an, in dessen Bahn er centralwärts bis zum Ganglion geniculum zieht; von hier aus strebt er als R. communicans n. facialis cum plexu tympanico dem Plexus tympanicus zu und erreicht so zum zweiten Mal in der Paukenhöhle, gemeinschaftlich mit der erst genannten vom Ganglion oticum herziehenden Partie, den Glosso-pharyngeus.

Fruhwald (99) gelang es, durch Maceration des Genu facialis zu erweisen, dass der N. petrosus superficialis major von

dem centralen Theil des Facialis Fasern erhält und andererseits dieselben dem peripheren Theil desselben Nerven abgibt.

Schliesslich mag noch die Ansicht Fischer's (93) erwähnt werden, nach welcher sowohl die Verbindung des R. recurrens ad nervum facialem des zweiten Trigeminusastes als auch diejenige zwischen N. maxillaris superior mit dem N. palatinus facialis die Wege wären, auf welchen die Fasern des Trigeminus zum Glossopharyngeus und zum Sympathicus übergeführt werden.

Bei der Hatteria nun konnte ich den von Fischer erwähnten Zusammenhang zwischen dem Trigeminus und Facialis nicht constatiren; nichts desto weniger halte ich es für beachtenswerth, dass die Chorda tympani mittelst eines feinen R. communicans mit dem Plexus pharyngeus, welcher wesentlich vom Glosso-pharyngeus geliefert wird, in Verbindung steht, dass also ein etwaiger Faseraustausch zwischen den beiden Nerven stattfinden kann.

N. acusticus

entspringt von der Seitenwand des Ventriculus IV an der lateralen Erweiterung desselben mit einer Erhabenheit, Tuberculum nervi acustici, und theilt sich gleich in den vorderen und den hinteren Ast, welche beide durch eine besondere Oeffnung in die Ohrkapsel eindringen.

N. glosso-pharyngeus (Fig. 43 *IX*)

entspringt in Gemeinschaft mit dem Vagus und Accessorius von der Seite des Nachhirns mit mehreren Wurzeln, von denen die hinterste weit caudalwärts in der Höhe des III. Cervicalnerven auftritt und mehrere feinere Wurzelfasern (=Wurzeln des Accessorius) in sich vereinigt. Alle Wurzeln kommen am Foramen jugulare zusammen und bilden hier das Ganglion radicis nervi vagi. Die vorderste, etwas mächtigere Wurzel gehört offenbar dem Glossopharyngeus an, welcher andererseits einen Zuschuss vom genannten Ganglion erhält. Nach dem Austritt aus dem Foramen jugulare läuft er unter Abgabe der Rami pharyngei an der lateralen Pharynxwand parallel dem N. hypoglossus ventralwärts bis zum hinteren Ende der zweiten Zungenbeinspange, wo er sich nach Entlassung kleiner Zweigchen um dieselbe dorsalwärts zur dorsalen Fläche des M. hyoglossus wendet, während der

Hypoglossus an der ventralen Fläche des genannten Muskels seine Lage behält (vergl. Fig. 20 *IX* u. *XII*). Auf der dorsalen Fläche des M. hyoglossus angelangt, liegt er an der Seite des Larynx, direct unter der Schleimhaut der Pharynx und läuft über die erste Zungenbeinspange weiter vorwärts bis zur Zungenwurzel, wo er dann den M. hyoglossus durchbohrt und in die Zungensubstanz eindringt. Makroskopisch kann er etwa bis zur Mitte der Zunge verfolgt werden.

Seine Aeste sind: Rami pharyngei, zwei ziemlich starke Aeste, welche theils in der Pharynxwand und am Trommelfell sich verzweigen, theils mit den Rr. communicantes n. facialis eine Plexusbildung eingehen. Die Zweige am Trommelfell gehen auch mit der Chorda tympani die oben angedeutete Anastomose ein.

Eine zweite Portion der Aeste besteht aus lauter kleinen Fasern, welche in der Pharynxwand und der Zunge sich verbreiten. Sie sind alle so fein, dass man sie einzeln nicht herauszupräpariren vermag.

Der Plexus pharyngeus (Fig. 43 *pl. ph.*) wird aus den Rr. communicantes n. facialis, Rr. pharyngei n. glosso-pharyngei sowie aus feineren Zweigen des Vagus zusammengesetzt und liegt vorwiegend an der lateralen Wand des Pharynx. Sein oberer Theil, welcher sich um den Stapes lagert, könnte wohl als Plexus tympanicus bezeichnet werden, wenn auch der Name nicht ganz zutreffend ist. Aus dem Plexus pharyngeus gehen caudalwärts zwei stärkere Stämme hervor, welche zwischen der Wand der Pharynx und Oesophagus einerseits und den grossen Nervenstämmen andererseits weiter verlaufen und etwa in der Höhe der Aortentheilung zu einem grossen spindelförmigen Ganglion sich vereinigen, G. cervicale n. sympathici (*sy. cerv.*).

Vom Vorkommen eines Ganglion petrosum n. glosso-pharyngei konnte ich mich bei der Hatteria nicht überzeugen. Der Glosso-pharyngeus-Stamm wird durch die Aufnahme eines Zuschusses aus dem Vagus kaum dicker, sodass ich es nicht wagen möchte, von einer Anschwellung, geschweige denn von einem Ganglion zu sprechen, und sonst im Verlauf des Glossopharyngeus liess sich von der Bildung eines solchen nichts nachweisen. Auch die Verbindung des Glossopharyngeus mit anderen

Nerven, namentlich mit dem Facialis fehlt bei der Hatteria, obwohl sie von Fischer bei anderen Reptilien angegeben worden ist.

Auch der von Fischer als N. laryngeus superior aufgeführte Ast des Glosso-pharyngeus kommt der Hatteria nicht zu. Der betreffende Nervenast tritt seiner Beschreibung nach (S. 46) über den M. hyoglossus fort nach innen an die Luftröhre, an welcher er, nahe dem Kehlkopf, mit dem von hinten aufsteigenden R. recurrens n. vagi zusammentritt, verschmilzt bisweilen mit dem letzteren und vereinigt sich nach Abgabe des Zungenzweiges unter dem Kehlkopf mit dem entsprechenden Nerven der anderen Seite zu einer einfachen oder doppelten Schlinge. Dieser Passus lässt sich, wie weiter unter gezeigt wird, für das Verhalten des N. laryngeus superior aus dem Vagus vollständig verwerthen, nicht aber für dasjenige des Glossopharyngeus. Dieser letztere hat, wie van Bemmelen (48) schon angegeben, und so weit ich es bei der Hatteria constatirt habe, trotz seiner näheren Lagebeziehung zu dem genannten Vaguszweige gar keine Verbindung mit demselben. Auch die Angabe Fischer's, dass aus dem Glossopharyngeus Muskelzweige zu den Zungenbeinmuskeln gehen, lässt sich bei der Hatteria nicht bestätigen.

N. vagus (Fig. 43 *X*).

Die bei dem Glossopharyngeus erwähnten Wurzeln vereinigen sich am Foramen jugulare zu einer Anschwellung, Ganglion radicis nervi vagi. Nahe der Austrittsstelle aus dem genannten Foramen trennt sich der Vagus am Ansatz des M. longissimus von dem N. accessorius (*XI*) (Vago-accessorius, Fürbringer (103)) ab, liegt dicht vor dem Hypoglossus, tritt dann an die mediale Seite desselben und biegt sich in sanftem Bogen caudalwärts. Etwa in gleicher Höhe mit dem vorderen Rand des Episternum bildet er eine spindelförmige Anschwellung, Ganglion trunci (*tr*), von welcher ein R. communicans cum nervo sympathico und der N. laryngeus superior abgehen, steigt dann unter Abgabe von den weiter unten zu erwähnenden Aesten zur Wurzel der Lungenarterie, wo er in den Plexus pulmonalis zerfällt, aus welchem schliesslich die Tracheal-, Lungen- und Magenäste hervorgehen.

Aeste:

Ramuli pharyngei sind kleine Zweige, welche der Vagus vor der Bildung des Ganglion trunci an die laterale Wand des oberen Theiles des Oesophagus abgiebt.

R. communicans cum nervo sympathico (*com*) geht vom Ganglion trunci ab und vereinigt sich nach einem ziemlich langen Abstieg mit dem Stamm des Sympathicus oberhalb des Ganglion sympathicum cervicale.

N. laryngeus superior (*lary. s.*) wird gleichfalls vom Ganglion trunci abgegeben, steigt abwärts zur lateralen Seite des Carotisbogens (*car.*) und umgreift diesen mittelst einer Schlinge von der lateralen Seite her, um sich dann, an dessen mediale Seite gelangt, wieder nach vorne zu wenden. Unter Abgabe mehrerer Rr. oesophagei an die Wand der Speiseröhre steigt er fast gerade kopfwärts, bis er nahezu das hintere Ende der zweiten Zungenbeinspange erreicht. Hier wendet er sich entlang dem unteren Rande der letzteren nach der ventralen Mittellinie und kommt dann an die ventrale Seite des obersten Theiles der Trachea zu liegen, wo er mit dem N. recurrens vagi die weiter unten zu erwähnende Plexusbildung eingeht (vergleiche Fig. 20 *lary. s.*).

N. cardiacus (*card*) ist schwächer als der vorige, entspringt etwa in der Höhe des Carotisbogens vom Vagusstamm, läuft schräg abwärts zum Aortenbogen (*ao*), längs dessen Wand er sich bis zum Herzen verzweigt. Ein dorsal liegender, ziemlich starker Zweig von ihm tritt wie der N. laryngeus superior nach der Umschlingung des Aortenbogens zum Oesophagus, steigt eine Strecke weiter oralwärts und verbreitet sich in der Wand des mittleren Theiles des letzteren. Ein anderer kleinerer Zweig geht quer hinüber zur Glandula thyreoidea.

N. recurrens s. laryngeus inferior (*lary. i.*) ist ein weit stärkerer Ast und wird etwas mehr abwärts als der vorige Nerv abgegeben. Er umschlingt den Ductus Botalli (*Bot.*) von der lateralen Seite her und steigt, anfangs dorsalwärts vom vorigen Nerven gelegen, unter Abgabe von Rr. oesophagei zur Seite der Trachea auf. Hier giebt er wieder ausser einem starken, ebenfalls aufsteigenden R. trachealis noch mehrere feinere Aeste für Trachea und Oesophagus ab und läuft, an die Seite der Trachea sich haltend, oralwärts weiter. Unterhalb des Larynx angelangt, bildet er nach

Aufnahme des N. laryngeus superior den Plexus laryngeus, von welchem der motorische wie der sensible Nerv für den Larynx und ein R. communicans abgegeben werden (Fig. 20 *lary. i.*).

Der Muskelast für den Larynx gelangt am caudalen Rand des Ringknorpels an die Seite des Kehlkopfes und dringt in die Spalte zwischen dem M. constrictor und dilatator laryngis ein, um sich in den beiden Muskeln zu verbreiten.

Der sensible Ast geht an der Seite des Ringknorpels zum oralen Rande desselben und erreicht die Schleimhaut des Larynx.

Der R. communicans (*com*) ist sehr stark und zieht zwischen dem Ringknorpel und dem ersten Trachealring quer hinüber zur anderen Seite, stellt also eine Queranastomose zwischen den beiderseitigen Plexus laryngeales her. Aus ihr geht beiderseits ein sehr feiner Ast zum Kehlkopf.

Das Ende des Vagusstammes zerfällt, wie oben angedeutet, an der Wurzel der Pulmonalarterie in einen Plexus, Pl. pulmonalis, aus dem drei Arten von Nerven hervorgehen, a) ein R. cardiacus (*card*), welcher zur Wurzel der Arteria pulmonalis und wahrscheinlich zum Herzen zieht, b) zwei Rr. pulmonales (*pul.*), welche die Lungenarterie umschlingend, theils in die Lungenwurzel eintreten, theils den unteren Theil der Trachea mit Zweigchen versehen und endlich c) ein R. gastricus (*gastr*), welcher sich von dem einen R. pulmonalis abzweigt und dorsalwärts zum Magen geht.

N. accessorius Willisii (Fig. 43 *XI*).

Stammt zwar vom Ganglion radicis nervi vagi ab, doch lässt sich seine zugehörige Wurzel bis zur Höhe des III. Spinalnerven verfolgen, wie es bereits oben angegeben worden ist. Die Behauptung Hibert's, wonach der N. accessorius Willisii bei den Reptilien mit dem N. vagus verschmolzen sein und daher bei der Untersuchung der Medulla spinalis nicht in Betracht kommen soll, kann ich daher nicht bestätigen und muss vielmehr annehmen, dass diesem Forscher der Spinalursprung des N. accessorius offenbar entgangen ist.

Nach dem Austritt aus dem genannten Ganglion zerfällt der Nerv in den R. internus und externus, von denen der erstere weit schwächere unter einem spitzen Winkel gleich zum Vagus hinzutritt, während der stärkere R. externus um den ventralen

und lateralen Rand der seitlichen Halsmusculatur sich lateralwärts zum M. capiti-dorso-clavicularis wendet und in ihm sich verbreitet. Sein Ende anastomosirt mit dem N. supraclavicularis superior beim Eintritt desselben in den genannten Muskel.

N. hypoglossus (Fig. 20, 43 *XII*)

entstammt mit mehreren Wurzeln der ventralen Seite des Nachhirns, d. h. derjenigen Stelle, wo lateral die Vagusgruppe ihren Ursprung nimmt. Die von Froriep und Beck (97, 98) entdeckte dorsale Wurzel dieser Nerven mit sammt der dorsalen Wurzel der ersten beiden Spinalnerven fehlt bei der Hatteria. Die ventralen Wurzeln des XII. vereinigen sich zu zwei Stämmen, von denen jeder durch ein besonderes Loch des Basioccipitale (Foramina hypoglossa) aus der Schädelhöhle tritt. Nach dem Austritt aus der Schädelhöhle bekommt der Nerv einen ziemlich bedeutenden Zuschuss von der Vagusgruppe und einen feineren von dem ersten Cervicalnerv. Nach der Vereinigung aller dieser Bündel verläuft er an der lateralen Wand des Oesophagus über den Vagus, Glosso-pharyngeus und Sympathicus quer hinüber in einem Bogen nach der ventralen Seite des Halses und erreicht den lateralen Rand des M. cerato-mandibularis am hinteren Ende der zweiten Zungenbeinspange, wo er nach Abgabe eines Astes für den M. omo-hyoideus und episterno-hyoideus an die dorsale Seite des M. cerato-mandibularis tritt (vergl. Fig. 20). Unter Abgabe eines oder zweier Aeste für den betreffenden Muskel läuft er oralwärts und etwas medial entlang der zweiten Zungenbeinspange gegen die Zunge, an deren Wurzel er sich in den R. mediales (*m*) und lateralis (*l*) theilt, von denen der erstere in der Furche zwischen dem M. basihyalis propius und dem M. hyoglossus weiter nach vorn läuft und schliesslich in dem Muskel sich verliert, während der laterale Zweig an der dorsalen Fläche des M. genio-glossus vorwärts zieht und nach abermaliger Zweitheilung theils in dem Muskel endigt, theils mit dem N. lingualis (*ling*) sich vereinigt.

Diese Art der Verbindung des Hypoglossus mit dem N. lingualis ist bei der Hatteria auffallend und nicht so einfacher Natur, wie sie bei dem Menschen beobachtet wird. Bei dem letzteren sagt Henle (149) z. B. (vergl. S. 452): „Von den Aesten, in welche der N. hypoglossus auf der Aussenfläche des M. hyoglossus zerfällt, wendet einer sich auf- und vorwärts, um

sich mit einem auf- und rückwärts verlaufenden Zweige des N. lingualis in eine Schlinge zu vereinigen." Auch Hartog (143) spricht vom constanten Vorkommen einer oder mehrerer Verbindungen beider Nerven (S. 43): „Constant vormt zich tusschen een der Rr pro M. hyoglossus ende eindtakken van den N. lingualis een of meer verbindingen etc." Bei der Hatteria dagegen verschmilzt das noch beträchtliche Ende des Hypoglossus mit dem gleichen des N. lingualis scheinbar zu einer Masse und beide bilden einen einheitlichen Stamm, aus welchem dann zahlreiche feinere, in die Zungensubstanz eindringende Zweige abgehen. Es ist dies ein Verhalten, welchem wir schon bei der Verbindung der Chorda tympani mit dem Lingualis, sowie zum gewissen Theil wenigstens bei derjenigen zwischen dem N. laryngeus superior und dem recurrens vagi begegnet sind, und ich möchte die Frage aufwerfen, ob man alle diese Verbindungen als sympathische Ansabildungen auffassen darf, auch wenn es doch nicht so ausgesprochen erscheint, wie bei derjenigen Verbindung zwischen dem R. anterior facialis und dem R. infraorbitalis trigemini. Ich komme später noch einmal auf diese Frage zurück.

Von dem Muskelzweige für den Omo-hyoideus und Episternohyodeus ist noch zu bemerken, dass er einen absteigenden Ast schickt, welcher an der dorsalen Fläche des Omo-hyoideus mit dem ventralen Ast des ersten Halsnerven eine Anastomose eingeht (*om. hy.*). Es kann aber auch vorkommen, dass die letztere, ohne den weiter unten zu erwähnenden Umweg einzuschlagen, direct an den ersteren herantritt und zwar da, wo dieser vom Stamm des Hypoglossus sich abtrennt, um sich so gemeinschaftlich in den genannten Muskeln zu verbreiten.

B. Sympathische Nerven.

Auch über den Sympathicus verdanken wir Fischer (93) eine genaue Schilderung. Nach ihm bestehen am Kopf zwei sympathische Verbindungen: a) der oberflächliche Kopftheil, d. h. die Verbindung des dem zweiten Aste des Trigeminus angehörenden Ramus recurrens ad nervum facialem mit dem hinteren Facialisstamm und b) der tiefe Kopftheil, welcher aus dem R. infraorbitalis des II. Trigeminusastes und dem N. palatinus facialis besteht.

Auch am Hals finden sich zwei Arten von Verbindungen und zwar a) der oberflächliche und b) der tiefe Theil.

a) Der erstere besteht aus denjenigen Nervenstämmen, welche sich vom Ganglion petrosum bis zum Plexus brachialis erstrecken, und welche in der Form einer bogenförmigen Schlinge die hinteren Hirnnerven mit den Nervenstämmen des Armgeflechtes zu verbinden den Zweck haben.

b) Der letztere umfasst diejenigen Schlingen, welche zwischen den Fasern der vorderen tief liegenden Halsmuskeln versteckt liegen und dadurch entstehen, dass ein Zweig des vorderen Astes eines Halsnerven mit einem Zweig des nächstfolgenden zu einem kurzen Stamme zusammentritt und welche sich bei Chamaeleo vulgaris sogar zu einem zweiten Halsstamm vereinigen und in das erste Brustganglion einmünden.

Am Brusttheil endlich besteht ein besonders starkes Ganglion thoracicum primum, eine ovale, platte Anschwellung des oberflächlichen Halsstammes, welche nahe am Armgeflecht liegt, jedoch keine Verbindung mit ihm eingeht, wohl aber mit dem Ganglion trunci n. vagi und bei Chamaeleon auf die oben erwähnte Weise auch mit dem tiefen Halstheil des Sympathicus zusammenhängt. Weiter caudalwärts setzt sich aus diesem starken Brustganglion ein feiner Grenzstrang längst der Wirbelsäule fort, wird jedoch bald, schon nach dem dritten — fünften der auf das Armgeflecht folgenden Spinalnerven, so fein, dass es unmöglich erscheint, ihn, selbst mit starker Lupe, weiter zu verfolgen.

Sympathische Nerven der Hatteria.

Was zunächst den Kopftheil des Sympathicus anbetrifft, so kann ich die Darstellungsweise Fischer's für nicht ganz der Wirklichkeit entsprechend erachten, denn erstens hat man wenigstens bei der Hatteria keinen R. recurrens cum n. faciale, welcher nach Fischer aus dem zweiten Trigeminusast ausgehen soll, zweitens sollte man den Faserverlauf des dafür gehaltenen Nerven in umgekehrter Weise auffassen und drittens kann es noch mehrere Verbindungen geben, welche wohl als sympathische gelten dürften. Es sind nämlich folgende Arten von Verbindungen zu unterscheiden:

1. die Verbindung der beiden Rami ciliares des Oculomotorius und des I. Trigeminusastes,
2. diejenige des I. Trigeminusastes (oder des II.)

mit den sympathischen Fasern aus dem Plexus tympanicus,

3. diejenige des II. Trigeminusastes mit dem R. anterior facialis,
4. diejenige des N. lingualis (III. Trigeminusast) mit der Chorda tympani,
5. der Plexus tympanicus selbst,

als Anhang
6. die Verbindung des R. laryngeus superior mit dem N. recurrens vagi,
7. diejenige des N. lingualis mit dem Hypoglossus.

Die erste von den angeführten Verbindungen lässt sich als eine sympathische anscheinend schwerlich charakterisiren, solange, wie oben erläutert die Natur des Ganglion ciliare noch nicht festgestellt ist. Wenn man aber in Erwägung zieht, dass die aus ihr hervorgehenden Nerven dieselbe Verbreitung haben, wie die gleichen bei anderen Thieren, bei denen die sympathische Eigenschaft des betreffenden Ganglions mit Bestimmtheit aufgeklärt worden ist, und wenn man weiter erwägt, dass sie auch bei der Hatteria, wie die mikroskopische Untersuchung beweist, sympathische Fasern führen, welche sicher den im Ciliarganglion massenhaft vorkommenden multipolaren Zellen[1]) entstammen, so darf man sich doch wohl zu dieser Annahme berechtigt erklären.

Ueber die sympathische Natur der weiteren vier Verbindungen, über deren Details ich auf die betreffenden Abschnitte verweise, kann man nicht zweifelhaft sein, da in allen Fällen die Beimischung sympathischer Elemente nachweisbar ist; dagegen scheinen die 6. und 7. Art der Verbindungen einer näheren Begründung bedürftig zu sein. Was zunächst die 6. Verbindung angeht, so ist sie für die Eingeweideorgane des Halses bestimmt, und zweitens ist es leicht denkbar, dass ihr die sympathischen Elemente durch den Vagus auf verschiedene Weisen zugeführt werden können. Endlich mag noch als ein weiterer Beleg er-

1) Dass im Ganglion ciliare der Hatteria viele sympathische Zellen vorkommen, ist zwar sicher; es kann aber damit doch nicht behauptet werden, dass es sich hier um ein sympathisches handle, ehe die einzelnen Formelemente in ihm durch eine geeignete Methode klar dargethan sind, wozu die einfache Färbung der Schnitte oder die Zerzupfung, die ich nur anzuwenden vermochte, natürlich nicht hinreicht.

wähnt werden, dass schon von Remak (242) am N. laryngeus superior der Säugethiere und des Menschen Ganglienzellen gefunden worden sind.

Auch die 7. Verbindung, die die Zunge und deren Schleimheit zu versorgen hat, kann ihre sympathischen Elemente erhalten, sowohl durch den Lingualis, der ja mit der Chorda und daher auch mit dem Halssympathicus in Zusammenhang steht, als auch durch den Hypoglossus, zu welchem sich von der Vagusgruppe ein starker Zuschuss zugesellt.

Der Halstheil des Sympathicus (Fig. 43) wird durch den schon oben beschriebenen Plexus pharyngeus und dessen caudale Fortsetzung vertreten, bis diese an der ventralen Seite des Plexus brachialis in das Ganglion thoracicum primum übergeht. Er versorgt mit mehreren aus dem Stamm sowie dem Ganglion cervicale entspringenden feinen Fasern die Oesophaguswand und die grossen Blutgefässe in der Gegend.

Der Brust- und Bauchtheil des Sympathicus beginnen mit dem grössten Ganglion thoracicum primum (Fig. 43 *thor.*) und setzen sich von hier aus weiter caudalwärts fort. Die weiter folgenden Ganglien sind kleiner, jedoch bis zum Lendentheil mit blossem Auge leicht zu verfolgen. Sie sind nicht so minimal, wie dies Fischer für andere Reptilien angegeben hat. Im vorderen Theile der Leibeshöhle stehen sie hintereinander und sind durch gerade laufende Rami intergangliares verkettet. Der dadurch entstandene Grenzstrang liegt zu beiden Seiten der Wirbelsäule an der ventralen Fläche der Bauchmuskeln. Im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle rücken die Ganglien von der Wirbelsäule lateralwärts und befinden sich etwa $^1/_2$—1 cm entfernt von der letzteren.

Das Ganglion thoracicum primum ist wohl das grösste und befindet sich am Eingang in die Brusthöhle, etwa in der Höhe des IX. Cervicalnerven, an die ventrale Seite des Plexus brachialis angelagert. Es sendet strahlenartig sowohl medial- als lateralwärts zahlreiche Aeste ab, welche einestheils zu den Brusteingeweiden, anderntheils zu den Spinalnerven und dem Plexus brachialis gehen. Unter den lateralen mit den Spinalnerven anastomosirenden Aesten sind die vordersten am mächtigsten.

Ich konnte den mächtigsten von ihnen kopfwärts bis zur Wurzel des VI. Cervicalnerven verfolgen, wo er sich selbst mit Lupenvergrösserung nicht nachweisen liess. Einen die ventralen Muskeläste der Cervicalnerven mit dem Ganglion thoracicum primum verbindenden Stamm, den Fischer beim Chamaeleon gefunden haben soll, konnte ich nicht erkennen, und somit möchte ich den von ihm so genannten tiefen Halstheil des Sympathicus wenigstens bei der Hatteria in Abrede stellen, obwohl die Ansicht Fischer's auch von Gaskell (85) adoptirt worden ist. Die genannten ventralen Aeste der Cervicalnerven können ja innerhalb der von ihnen versorgten Muskeln immerhin da und dort eine Anastomose eingehen (eine solche fand ich in der That nur zwischen dem IV. und V. Nerven), ob aber jene Anastomosen als sympathische aufzufassen sind, erscheint mir sehr fraglich.

Beckentheil des Sympathicus.

Hier sind die beiderseitigen Ganglien in einer einzigen mittleren Längskette vereinigt und an der ventralen Mittellinie der Wirbelsäule in den Zwischenraum zwischen den beiderseitigen Nieren eingeschaltet. Diese einreihige Ganglienkette ist offenbar durch die Verschmelzung der beiderseitigen entstanden, und dementsprechend sind je zwei Rami intergangliares zwischen den einzelnen Ganglien, deren ich fünf deutlich gezählt habe, vorhanden.

Schwanztheil des Sympathicus.

Im Schwanztheil laufen die beiderseitigen Grenzstränge an den beiden Seiten der Schwanzarterie innerhalb der Hämalbögen der Caudalwirbel. Noch am vorderen Theil des Schwanzes, wo die Gefässbogen mächtig ausgebildet sind, findet man kleine Ganglien, welche aber weiter caudalwärts immer kleiner und endlich nicht mehr erkennbar werden.

C. Spinalnerven.

Nervi cervicales.

Es sind neun Paar vorhanden. Der erste N. cervicalis tritt zwischen dem Occipitale und dem ersten Halswirbel aus, während

der letzte, d. h. der neunte, zwischen dem letzten Hals- und dem ersten Brustwirbel liegt. Nach dem Austritt aus dem Foramen intervertebrale zerfallen sie bald in Rami dorsales und Rami ventrales.

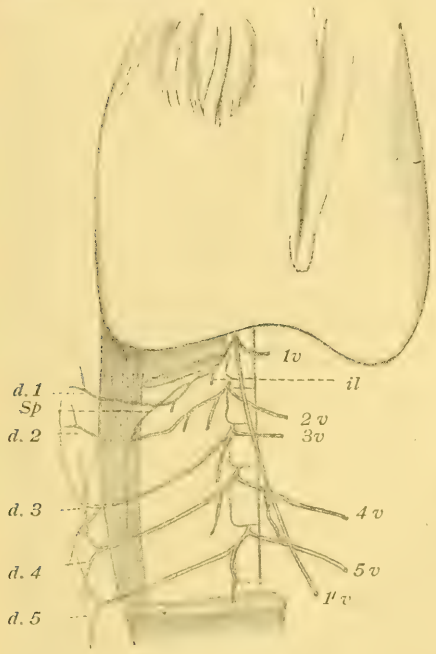


Fig. 46.
Cervicalnerven. *d.* 1—*d.* 5 = 5 Dorsaläste, *1v*—*5 v* = 5 Ventraläste, *Sp* = Ast für den Splenius, *1'v* = Ast für den Omo-hyoideus.

Rr. dorsales (Fig. 46) gehen um die Querfortsätze der Wirbel herum zur dorsalen Seite des Halses und versorgen die Muskeln und die Haut.

R. dorsalis n. cervicalis I. theilt sich gleich in drei Aeste, von denen der erste *(il)* zum M. ileocostalis, und der zweite *(d)* zum M. longissimus geht und nach der Durchbohrung dieses Muskels sowie des M. parieto-mandibularis zur Haut aufsteigt, während der dritte *(Sp)* endlich den M. occipito-cervicalis, dem er feine Zweige abgibt, durchbohrt und zum M. spino-occipitalis gelangt, in welchem er endet, nachdem er eine ziemliche Strecke caudalwärts gelaufen ist.

R. dorsalis n. cervicalis II *(d 2)* theilt sich in zwei Aeste, welche für den M. ileo-costalis einerseits und für den M. longissimus und die spinale Muskelgruppe andererseits bestimmt sind. Der für den M. longissimus bestimmte Ast geht auch in die Haut der Occipitalgegend, nachdem er den Muskel durchbohrt hat.

Die weiter folgenden dorsalen Aeste verhalten sich ähnlich, indem jeder in zwei Aeste zerfällt, von denen der eine zu dem Ileocostalsystem des Halses geht, während der zweite stärkere die Gruppe des M. longissimus und der spinalen Muskeln versorgt und nach der Durchbohrung dieser Muskelmasse zu der Haut tritt.

Rami ventrales (Fig. 46. 1, 2, 3, 4, 5 *v*) verhalten sich nicht so einfach wie die Rr. dorsales, sondern weisen eine sehr wichtige Beziehung zur Nachbarschaft, wie vor allem zur vorderen Extremität auf. Ihre Beschreibung muss demzufolge auch eine genaue sein.

1. R. ventralis n. cervicalis I zerfällt gleich in zwei Aeste, in den medialen kurzen und lateralen sehr langen. Der erstere (1 *v*) tritt bald in den M. basi-occipito-vertebralis und versorgt ihn, während der letztere (1′ *v*) einen sehr langen Umweg macht und schliesslich in der Höhe der Clavicula zuerst in den M. omo-hyoides, und dann nach der Durchbohrung dieses M. in den M. episterno-hyoides eintritt. Am Eintritt in den M. omo-hyoides gibt er einen kleinen R. ascendens ab, welcher mit dem R. omo-hyoides des N. hypoglossus eine Ansa bildet (vergl. Fig. 20 1′*v*).

2. R. ventralis n. cervicalis II et III tritt in den M. basi-occipito-vertebralis ein, nachdem er den M. costo-cervicalis durchbohrt hat.

3. R. ventralis n. cervicalis IV (Fig. 20, 46, 4′*v*) geht zuerst zwischen den M. costo-cervicalis und ileo-costalis, dann zwischen den medialen und lateralen Bauch des M. levator scapulae und zwischen den M. episterno-cleido-mastoideus und capiti-dorso-clavicularis und verbreitet sich in der Haut oberhalb der Clavicula (N. supraclavicularis superior (Fig. 20, 47, 4 *v*). Auf dem Wege bis dahin giebt er kleine Muskeläste für den M. costo-cervicalis, für den medialen Bauch des M. levator scapulae, sowie für den M. capiti-dorso-clavicularis, ferner einen R. communicans ab, welch letzterer mit dem R. ventralis des N. cervicalis V eine Anastomose an der medialen Seite des medialen Bauches des M. levator scapulae bildet.

4. R. ventralis n. cervicalis V (Fig. 20, 46, 5 *v*) läuft in ähnlicher Weise, giebt an der lateralen Seite des M. costo-cervicalis einen ziemlich starken Ast für den medialen Bauch des M. levator scapulae und einen sehr feinen für den M. collo-scapularis ab, durchbohrt den M. capiti-dorso-clavicularis und endet als N. supraclavicularis medius (Fig. 20, 48, 5*v*) in der Haut oberhalb der Clavicula.

5. R. ventralis n. cervicalis VI (Fig. 46, 52), theilt sich in einen cephalen und einen caudalen Ast, von denen der letztere zum Plexus brachialis tritt, während der erstere seinen Weg

durch den lateralen Bauch des M. levator scapulae sowie den M. capiti-dorso-clavicularis fortsetzt und endlich als N. supraclavicularis inferior (Fig. 20, 48 6*v*) in der Haut oberhalb der Clavicula endet. Er giebt am lateralen Rande des M. costocervicalis einen feinen Zweig ab, welcher den M. collo-scapularis und collo-thoracico-scapularis versorgt und dann noch kleinere Aeste für den M. levator scapulae sowie capiti-dorso- clavicularis.

6. R. ventralis n. cervicalis VII (Fig. 51 *c VII*) giebt zunächst an der dorsalen Seite des M. costo-cervicalis einen oder zwei kleine Aeste (Nervi thoracici) (thorac) für den M. collo-thoraci-scapularis einerseits und den M. thoraci-scapularis andererseits ab, empfängt gleich darauf einen R. communicans vom N. cervicalis VI zur Bildung der Ansa I (a^1) und zerfällt weiter lateralwärts in drei Aeste, von denen der erste als seine Fortsetzung zum Schultergürtel zieht, während der zweite mit dem N. cervicalis VIII und der dritte mit dem VIII und IX sich je zu einer Ansabildung vereinigen (Ansa II u. III (a^2, a^3)).

7. R. ventralis n. cervicalis VIII (*c VIII*) theilt sich am lateralen Rande des M. costo-cervicalis in zwei Aeste, von denen der erste bald den R. communicans vom N. cervicalis IX zur Bildung der Ansa V (a^5) empfängt und sich weiter distalwärts mit dem zweiten Ast des N. cervicalis VII zur Ansa II vereinigt, während der andere zum N. cervicalis IX herantritt und mit diesem die Ansa IV (a^4) liefert. Vor der Bildung der Ansa IV entlässt dieser zweite Ast einen feinen Zweig, welcher mit seinesgleichen aus dem Stamm des VIII bald zu einem sich vereinigt und zu dem M. costo-coracoideus sowie zu den Mm. sterno-coracoidei interni tritt. (R. sterno-coracoideus.)

8. R. ventralis n. cervicalis IX (*c IX*), empfängt an der dorsalen Seite des M. basi-occipito-vertebralis einen ziemlich starken R. communicans vom N. thorac I. (*T I*) zur Bildung der Ansa VI (a^6), giebt hierauf einen feinen R. costo-sterno-scapularis für den gleichnamigen Muskel und dann noch einen stärkeren R. communicans ab, welch letzterer an die dorsale Seite des ersten Astes des N. cervicalis VIII herantritt und mit ihm die Ansa V (a^5) bildet.

9. R. ventralis n. thoracici I theilt sich an der dorsalen Seite des M. basi-occipito-vertebralis in einen stärkeren cephalen und einen schwächeren caudalen Zweig; der erstere verbindet

sich mit dem N. cervicalis IX zur Ansa VI, während der letztere als N. intercostalis I im ersten Intercostalraum ventralwärts verläuft.

Nervi thoracales.

Als solche bezeichne ich den X. bis XXVI. Nerven des Rumpfes, von denen der X. (Fig. 51 *T. I*) mit einem R. communicans an der Bildung des Plexus brachialis betheiligt ist, während die letzten drei Nerven, nämlich XXIV bis XXVI als Nerven des Plexus lumbo-sacralis angeführt werden.

Alle Rumpfnerven zerfallen in Rr. dorsales et ventrales, von denen die ersteren genau dasselbe Verhalten zeigen, wie die entsprechenden Zweige der Nn. cervicales, während die ventralen Aeste als Nn. intercostales eine besondere Beschreibung erfordern.

Nn. intercostales (Fig. 22 *n*) laufen in jedem Intercostalraum zuerst zwischen dem M. intercostalis dorsalis longus und dem M. intercostalis externus brevis, dann zwischen diesem und dem M. intercostalis internus brevis, und treten an der dorsalen Fläche der Portio I des M. intercostalis ventralis zwischen diese und das Bauchfell ein, um weiter ventral laufend und nach Zerfall in kleine Aeste im M. rectus ihr Ende zu finden. Sie geben feinere Zweige für die bezüglichen Muskeln und einen grossen Ramus perforans am dorsalen Rand des M. intercostalis internus brevis ab; der letztere durchbohrt dann den M. intercostalis externus und die breiten schiefen Bauchmuskeln, denen allen er Aeste abgiebt und tritt endlich in die Haut der lateral-ventralen Gegend des Rumpfes ein (N. cutaneus abdominalis) (Fig. 22 *cut*).

Nervi caudales

zerfallen gleichfalls wie die Nn. thoracales in den R. R. dorsales und ventrales. Die ersteren weisen dasselbe Verhalten wie die dorsalen Aeste der Rumpfnerven auf, und die letzteren zerfallen in zwei Aeste, von welchen der eine an der ventralen Fläche der dorsalen Schwanzmuskeln zu den ventro-lateralen Schwanzmuskeln und zur Haut, und der andere längs der Gefässbogen ventralwärts zur ventralen Musculatur geht und endlich in der Haut endet.

D. Nerven der vorderen Extremität.

Plexus brachialis. An der Bildung des Plexus brachialis betheiligen sich also N. VI, VII, VIII, IX und X des Stammes,

von denen die mittleren drei die Hauptrolle zu spielen berufen sind, während der VI und X je einen Zweig dazu liefern.

Der Plexus brachialis liegt zwischen dem M. costo-cervicalis und der dorsalen Rückenmusculatur und besteht aus sechs Ansae.

Aus ihm entspringen drei mächtige Nervenstämme, welche zur Versorgung der vorderen Extremität bestimmt sind. Sie heissen:

I. Nervus coraco-scapularis,
II. N. brachialis longus superior,
III. N. „ „ inferior.
(Vergl. Fig. 52.)

I. N. coraco-scapularis (Fig. 52).

Dieser Nervenstamm besteht aus der Vereinigung des Nervus VI und VII und stellt die Fortsetzung des N. VII dar. Er zerfällt bald in zwei Aeste, in den ventralen N. supracoracoideus und den dorsalen N. axillaris.

1. N. supracoracoideus läuft ventralwärts, und unterhalb des Ligamentum sterno-scapulare internum zwischen dem Caput coracoides des M. subscapulo-coraco-brachialis und der dorsalen Fläche des Coracoid medianwärts zum Foramen supracoracoideum, durch welches er dann in die Vorderfläche des Coracoid eintritt, um nach Durchbohrung des M. supracoracoides, dem er einige feine Aeste zuschickt, und des M. pectoralis in der Haut der vorderen Brustwand (Fig. 47 *supr. cor.*) zu endigen.

2. N. axilliaris (Fig. 26 *ax*) wendet sich entlang der lateralen Thoraxwand eine Strecke dorsalwärts, tritt unterhalb des unteren Scapularrandes an die dorsale Fläche der Scapula. Hier verbindet er sich mit einem Ast aus dem II. Nervenstamm, nämlich mit dem N. dorsalis scapulae und geht mit ihm zum M. dorsalis scapulae. Vor der genannten Anastomose entsendet er zwei Hautäste, N. N. cutanei brachii superiores laterales (Fig. 26 *cut. s.* Fig. 47), welche in der Haut der Schultergegend sowie in derjenigen der lateralen proximalen Fläche des Oberarmes sich verbreiten.

II. N. brachialis longus superior (Fürbringer)
(Fig. 26 *brach. sup.*)

enthält die Elemente aus dem N. VI, VII, VIII, IX und wahrscheinlich auch aus dem X und geht aus der Ansa II und V

hervor. Nach Abgabe der weiter unten zu erwähnenden Zweige setzt er sich als N. radialis in den Vorderarm und die Hand fort. Seine Aeste sind:

1. N. subscapulo-coraco-brachialis. Ein schwacher Ast; läuft ventral gegen den Coracoidalkopf des gleichnamigen Muskels und, bevor er diesen erreicht, theilt er sich in zwei Aeste, R. coracoidalis u. subscapularis, welche beide zu den beiden Köpfen des gleich benannten Muskels gehen.

2. N. dorsalis scapulae (Fig. 26 *dors*) geht um den unteren Rand der Scapula herum und nach Aufnahme des Muskelastes des vorhin genannten N. axillaris, zuerst zum M. dorsalis scapulae und dann zum M. cleido-humeralis.

3. N. scapulo-humeralis (Fig. 26 *sc. h.*) tritt am unteren Rand gleich in den M. scapulo-humeralis posterior sowie scapulo-humeralis profundus ein.

4. N. cutaneus brachii et antibrachii lateralis (Fig. 26, 47 *cut. l.*) tritt zuerst zwischen den Ansatz des M. latissimus dorsi und das Caput scapulare m. anconaei, dann zwischen dieses und

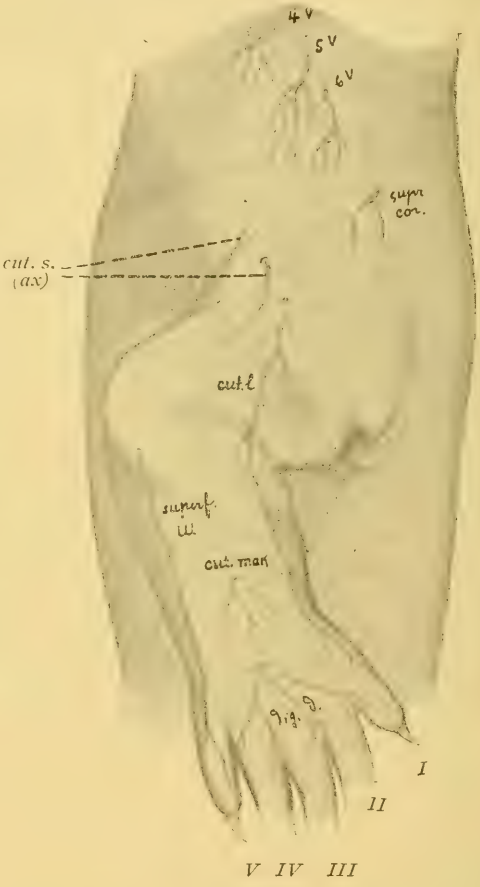


Fig. 47.

Hautnerven der vorderen Extremität und der Schultergegend; rechte Seite. *4v, 5v, 6v* = Supraclavicularis superior, medius, inferior, *Supr. cor.* = Supra coracoideus, *cut. s.* = Cutaneus brachii lateralis superior, *cut. l.* = Cutaneus brachii et antibrachii lateralis, *superf. Ul.* = Ulnaris superficialis, *cut. man.* = Cutaneus manu dorsalis, *dig. d.* = Digitales dorsales.

das Caput humerale laterale an die laterale Seite des Humerus, läuft dann entlang dieser Seite zum Vorderarm und zum ersten Finger und versorgt mit kleinen Zweigen die Haut der radialen Seite des Ober- und Vorderarmes, sowie des Handrückens und des genannten Fingers.

5. N. latissimus dorsi (Fig. 26 *latiss*) entspringt einfach oder doppelt und tritt bald in den gleichnamigen Muskel ein.

6. N. radialis (Fig. 26 *rad*) ist durch das sehnige Caput coracoideum m. anconaei vom N. brachialis longus inferior getrennt und zerfällt schon am unteren Rand des M. latissimus dorsi nahe an dessen Ansatz in den N. radialis lateralis und medialis.

A) N. radialis lateralis (Fig. 26 *R. l.*) giebt zunächst einige Aeste, Nn. anconaei, für den betreffenden Muskel ab, setzt seinen Weg distalwärts durch die Muskelmasse fort, durchbohrt deren Ansatz und den Ursprung des M. anconaeus quintus sowie des M. extensor ulnaris und extensor digitorum communis longus und tritt in die Tiefe der Streckseite des Vorderarmes. Hier nimmt er seine Lage zwischen dem M. abductor et extensor pollicis longus und extensor carpi radialis ein und läuft weiter nach der Peripherie, um nahe am distalen Ende des Vorderarmes nach Durchbohrung des M. extensor digitorum communis longus unter die Haut zu gelangen. (Rr. cutanei manus dorsales) (Fig. 26 *cut. man.*, 47 *cut. man.*). Auf seinem Wege giebt er am Ursprung des M. anconaeus quintus einen kleinen Hautzweig (*h*) für die ulno-dorsale Seite des Vorderarmes und weiter distal mehrere feine Muskeläste für die genannten Muskeln ab.

B) N. radialis medialis (Fig. 26, 28 *R. m*) geht unverzweigt schräg zum Epicondylus radialis, passirt das Foramen ectoepicondyloideum, tritt unter den Ursprung des M. supinator, extensor carpi radialis brevis proprius und extensor carpi radialis longus in die Streckseite des Vorderarmes ein und liegt anfangs zwischen dem M. extensor digitorum communis longus und extensor carpi radialis longus, weiter distal zwischen dem M. abductor et extensor pollicis und der Membrana interossea antibrachii. Hier nimmt er etwas proximal vom M. abductor et extensor pollicis longus einen R. communicans (Fig. 28 *c*) vom N. medianus auf, welcher nach der Durchbohrung der Membrana interossea antibrachii sich zu ihm gesellt. Dann setzt er, bedeckt vom M. abductor et extensor

pollicis longus und extensor digitorum brevis, seinen Weg distalwärts fort und gelangt auf den Handrücken, wo er in drei Endäste zerfällt. (Fig. 26, 28, 47 *dig. d*). Seine Zweige sind:

a) R. supinator entspringt am Ausgang des Foramen ectoepicondyloideum vom Stamme des N. radialis medialis und tritt gleich in den gleichnamigen Muskel ein.

b) R. extensor carpi radialis brevis geht unterhalb des Condylus radialis zum gleichnamigen Muskel.

c) R. extensor digitorum communis longus.

d) Rr. extensores carpi radiales longi werden im proximalen Theile des Vorderarmes an den betreffenden M. extensor carpi radialis longus abgegeben.

e) R. abductor et extensor pollicis longus geht nahe am distalen Ende des Vorderarmes vom Stamm ab und tritt gleich in den gleichnamigen Muskel ein.

f) Rr. extensores digitorum communes werden auf dem Handrücken an den betreffenden Muskel abgegeben.

g) Endäste, Rr. digitales dorsales.

α) R. digitalis dorsalis I geht unterhalb des M. extensor digitorum communis brevis schräg distal radialwärts nach dem ersten Finger, theilt sich aber in der Gegend des Capitulum metacarpi I in zwei Aeste, welche die Haut der gegenüberliegenden Seiten des ersten und zweiten Fingers versorgen.

β) R. digitalis dorsalis II läuft in gleicher Weise und versorgt die Haut der gegenüberliegenden Seiten des zweiten und dritten Fingers.

γ) R. digitalis dorsalis III theilt sich an der Basis des Metacarpus IV in zwei Aeste, von denen der erstere wie die anderen Rr. digitales dorsales die gegenüberliegenden Seiten des dritten und vierten Fingers versorgt, während der zweite für die ulnare Seite des vierten Fingers bestimmt ist.

Alle Aeste geben auch Zweige an die Mm. interossei dorsales ab und der erste R. dorsalis versorgt auch den M. extensor und abductor pollicis brevis.

III. N. brachialis longus inferior (Fig. 26, 27 *Brach. inf.*), enthält die Elemente aus dem Nn. cervicales VI, VII, VIII, IX sowie aus dem N. thoracalis I und geht aus der Ansa III, IV und VI hervor. Er ist der mächtigste Stamm, wird vom N. ra-

dialis durch das Caput coracoideum des M. anconaeus (vergl. Fig. 26) getrennt, läuft vorwiegend an der medialen Seite des Oberarmes und geht nach Abgabe mehrerer weiter unten zu erwähnender Zweige in den N. medianus und ulnaris über, welche beide die Haut und Muskeln des Vorderarmes und der Hand versorgen. Die Aeste sind:

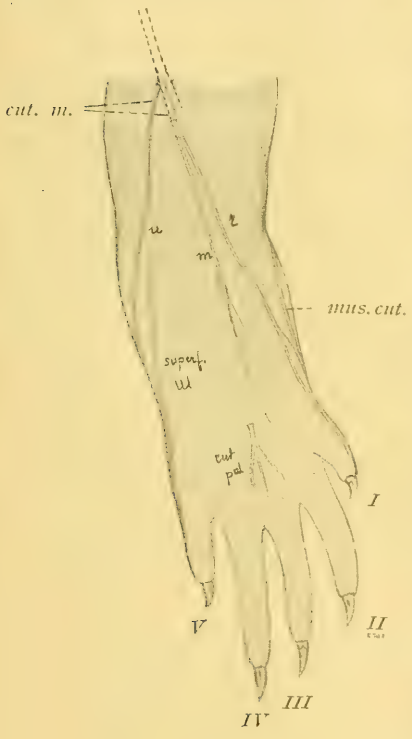


Fig. 48.
Hautnerven des Vorderarmes, Beugeseite. *cut. m.* = Cutaneus brachii et antibrachii medialis, *r* = radialis, *m* = medius, *u* = ulnaris, *superf. Ul.* = Ulnaris superficialis, *musc. cut.* = Musculo-cutaneus, *cut. pal.* = Cutaneus palmaris.

1. N. pectoralis (Fig. 27 *pect*), ist der erste Ast des Stammes, läuft um den caudalen Rand des Sternum ventralwärts gegen den gleichnamigen Muskel und tritt mit mehreren Aesten in ihn ein.

2. N. coraco-brachialis (Fig. 27 *cor. br*) entspringt mit dem vorigen fast gemeinsam aus dem Stamme, begibt sich am unteren Rand des Coracoid, zwischen dem sehnigen Caput coracoideum des M. anconaeus einerseits und dem M. coraco-brachialis longus Fürbringer andererseits, ventralwärts zu der Muskelmasse, welche aus der Vereinigung des M. supracoracoideus und coraco-brachialis brevis Fürbringer hervorgegangen ist. Er gibt dieser Muskelmasse kleine Zweige und geht dann nach Durchbohrung derselben zum proximalen Theil des M. coraco-antibrachialis. Am caudalen Rand des Coracoid entsendet er einen R. muscularis an das Caput coracoideum des M. subscapulo-coraco-brachialis internus.

3. Nervuli coraco-brachiales (*corabr*), mehrere feinere Zweige, welche direct zum M. coraco-brachialis eintreten.

4. N. cutaneus brachii et antibrachii medialis (Fig. 27, 48 *cut. m*), entspringt mit dem N. pectoralis fast in gleicher Höhe vom Stamm und theilt sich bald in drei Aeste:

a) R. radialis (Fig. 48 *r*), läuft anfangs entlang dem M. coraco-brachialis, kreuzt ihn schräg und tritt an die Beugeseite des Oberarmes, zieht weiter distal und vertheilt sich in der Haut der Gegend des Ellbogens, des Vorderarmes und der Hand, um an der radialen Seite des ersten Fingers zu enden.

b) R. medius (*m*), hat einen ähnlichen Verlauf und vertheilt sich in der Haut der Beugeseite des Vorderarmes.

c) R. ulnaris (*u*), läuft, getrennt von den beiden erstgenannten, an der ulno-ventralen Seite des Ober- und Vorderarmes und endet in der Haut des ulnaren Randes der Hand.

5. N. humeralis superior (Fig. 27 *h. s*), entspringt gemeinsam mit den Nervuli coraco-brachiales, tritt durch die Spalte zwischen dem M. coraco-brachialis und supracoracoideus in die Beugeseite des Oberarmes, und geht dann nach Abgabe des N. musculo-cutaneus direct distalwärts, um zwischen den M. coraco-brachialis und M. coraco-antibrachialis in die Ellbogenbeuge einzutreten und hier mit dem zu ihm herantretenden N. humeralis inferior (*h. i*) eine Anastomose zu bilden, aus welcher dann der N. medianus hervorgeht.

Vor der Vereinigung mit dem N. humeralis inferior gibt er in der Ellbogenbeuge einen ganz feinen Zweig für den M. flexor carpi radialis und einen etwas stärkeren R. communicans (Fig. 29 *c*) ab, welch' letzterer unter dem M. flexor digitorum communis profundus zum N. ulnaris tritt.

6. N. musculo-cutaneus (Fig. 27, 29 *mus. cut*), geht am Austritt des N. humeralis superior aus der erwähnten Spalte von ihm ab, gibt Aeste an den distalen Theil des M. coraco-antibrachialis, den M. humero-antibrachialis medialis, sowie den M. humero-antibrachialis lateralis ab und tritt nach Durchbohrung des distalen Theiles des M. humero-antibrachialis medialis sowie des Ursprunges des M. supinator auf die Radialseite des Vorderarmes, um sich in der Haut bis zur Hand (vergl. Fig. 48 *mus. cut*) zu verbreiten.

7. N. humeralis inferior (Fig. 37, 29 *h. i.*) geht in derselben Höhe wie der vorige gemeinsam mit dem N. ulnaris vom Stamm des N. brachialis longus inferior ab, tritt zwischen den M. coraco-brachialis und das Caput humerale mediale des M. anconaeus ein, um dann nach einer kurzen Strecke durch das Foramen entoepicondyloideum humeri an der vorderen Seite des Ellbogen-

gelenkes aufzutauchen und sich dem N. humeralis superior zuzugesellen.

8. N. medianus (Fig. 29 *med*), entsteht aus der Vereinigung beider Nn. humerales in der Ellbogenbeuge. Sein sehr kurzer Stamm, welcher gleich in den N. medianus superficialis und profundus zerfällt, liegt zwischen dem Ursprung des M. flexor digitorum communis profundus und dem Ansatz des M. coraco-antibrachialis und ruht dem proximalen Theil des M. pronator teres auf.

A) N. medianus superficialis (Fig. 29 *M. superf*), läuft, von der Flexorenmasse bedeckt, eine Strecke distalwärts, durchbohrt den M. flexor digitorum communis profundus, an den er mehrere Muskeläste abgibt, in schräger Richtung und tritt dann in der Nähe des Handgelenkes an die Oberfläche, um endlich in die Rr. cutanei palmares (*cut. pal.*) auszugehen; diese Rr. cutanei palmares zerfallen in vier feinere Aeste, welche nach den vier Fingerspalten gehen und in der Haut enden.

B) N. medianus profundus, geht zwischen dem Ansatz des M. coraco-antibrachialis und dem Ursprung des M. pronator teres in die Tiefe und tritt dann zwischen den letzteren und die Membrana interossea ein, um weiter distal zwischen dieser und den M. pronator quadratus zu verlaufen. Nach Abgabe der Muskeläste für die genannten Muskeln tritt er am distalen Theil des M. pronator quadratus in die Hohlhand ein. Gedeckt von dem M. adductur pollicis zieht er hier von der Mittellinie der Hand schräg zur ersten Fingerspalte und zerfällt dabei in Endäste.

a) R. volaris I (*vol. 1*), geht zwischen dem M. flexor pollicis und dem Metacarpus I distalwärts zum ersten Metacarpo-Phalangealgelenke, versorgt die Muskeln des ersten Fingers und theilt sich in zwei Aeste, welche nach Durchbohrung der Muskeln in der Haut der beiden Seiten des ersten Fingers verlaufen. Von diesem R. volaris oder selbständig vom Ende des N. medianus entspringt ein R. superficialis, welcher sich in dem M. adductor pollicis verzweigt und nachher in dem M. lumbricalis und flexor digitorum communis sublimis aufsteigt.

b) R. volaris II (*vol. 2*), geht zum M. interosseus I, verzweigt sich in diesem und geht, nach Durchbohrung des Muskels an der Basis der Grundphalanx des zweiten Fingers und nach Zerfall in zwei Aeste, in die Haut der beiden Seiten des genannten Fingers.

Von ihm wird auch ein R. superficialis abgegeben, welcher durch die Spalte zwischen der zweiten und dritten Sehne des M. flexor digitorum communis profundus zum M. lumbricalis und M. flexor digitorum communis sublimis geht.

c) R. volaris III (*vol. 3*), ist für den dritten Finger bestimmt, geht nach der Anastomose mit dem R. volaris III des des N. ulnaris eine Zweitheilung ein, deren beide Aeste zum M. interosseus II gehen und nach Durchbohrung desselben in die Haut aufsteigen.

8. N. ulnaris (Fig. 27, 29 *Ul*), entspringt gemeinsam mit dem N. humeralis inferior vom N. brachialis longus inferior, trennt sich aber bald von ihm ab und verläuft an der medialen hinteren Seite des Oberarmes, um dann um den ulnaren Epicondylus herum in die ulnare Seite der Beugefläche des Vorderarmes einzutreten, wo er sich in den R. superficialis und profundus theilt.

A) R. superficialis (Fig. 47, 48 *superf. Ul*), ein schwächerer Ast des N. ulnaris, läuft anfangs entlang dem ulnaren Rande des Vorderarmes und geht schliesslich auf die dorsale Seite der Hand über. Er gibt viele Hautäste für die genannten Gegenden ab und theilt sich an dem Kopf des Metacarpus V in zwei Zweige, welche für die Haut der dorsalen beiden Seiten des fünften Fingers bestimmt sind.

B) R. profundus (Fig. 29 *Ul*) durchbohrt den Ursprung des M. flexor carpi ulnaris, dringt in die Tiefe, läuft, gedeckt vom genannten Muskel, distalwärts und tritt in die Hohlhand ein. Im Gebiet des Vorderarmes gibt er in der Ellbogenbeuge einen ziemlich starken Ast (*m*) für den M. flexor carpi ulnaris ab. In der Hohlhand gehen von ihm folgende drei Aeste ab.

a) R. volaris V (*vol. 5*) ist für den fünften Finger bestimmt, versorgt den M. opponens digiti V und adductor digiti V und wendet sich schliesslich zur Haut der beiden Seiten des fünften Fingers.

Der R. superficialis dieses Astes geht zum M. adductor digiti V, sowie zum M. lumbricalis und flexor digitorum communis sublimis.

b) R. volaris IV (*vol. 4*), für den vierten Finger bestimmt und giebt auch einen R. superficialis an die N. lumbricalis und flexor digitorum communis sublimis ab.

c) R. volaris III (*vol. 3*), vereinigt sich mit dem gleichen Ast aus dem N. medianus und ist für den dritten Finger be-

stimmt. Vom gemeinsamen Stämmchen geht auch ein feiner R. superficialis für die Mm. lumbricalis und flexor digitorum communis sublimis ab.

E. Nerven der hinteren Extremität und der Kloakengegend.

Die ventralen Aeste der Nerven der Lumbosacralgegend gehen zwei Plexusbildungen ein, Plexus lumbalis und sacralis s. ischiadicus und sind vorwiegend für die hintere Extremität bestimmt.

An der Bildung des Plexus lumbalis betheiligen sich drei Praesacralnerven, während der Plexus sacralis hauptsächlich aus dem N. praesacralis I, N. sacralis und N. postsacralis I und zum kleinen Theil auch aus dem N. praesacralis II zusammengesetzt ist. Gadow (111) gibt folgende Zusammensetzung der beiden Plexus an: Plexus lumbalis = a + b + c (= drei letzten Lendennerven), Plexus sacralis = a + S + α (= der letzte Lendennerv + Sacralnerv + der I. Postsacralnerv) und hat die Betheiligung des N. praesacralis II (= b) an der Bildung des Plexus sacralis ausser Acht gelassen.

Specielle Beschreibungen der einzelnen Nerven (vergl. Fig. 52).

1. N. praesacralis III (= der XXIV. Nerv des Stammes), durchbohrt zunächst den M. quadratus lumborum, läuft dann lateral-caudalwärts eine Strecke weiter gegen das Becken zu und zerfällt zunächst in zwei Aeste, von denen der eine, R. communicans I, gleich zum N. praesacralis II hinzutritt und die Ansa lumbalis I (a^1) liefert, während der andere die Fortsetzung des Stammes darstellt und weiter läuft. Dieser giebt im Laufe einen kleinen R. abdominalis zu den Bauchmuskeln und einen stärkeren R. communicans II zur Ansa lumbalis II (a^2) ab und geht dann als C. cutaneus femoris lateralis major (externus) zwischen dem caudalen Rand der schiefen Bauchmuskeln und dem cephalen Rand des Beckens auf die Streckseite des Oberschenkels, um sich hier und auch lateralwärts in der Haut zu verbreiten.

Seine weiteren Aeste sind:

a) R. quadratus lumborum. Ein feiner Zweig, welcher im Laufe des Stammes durch den M. quadratus lumborum von ihm abgeht und gleich in den Muskel eintritt.

b) R. abdominalis major. Ein etwas grösserer Zweig als

der vorhergehende, geht im Laufe des Stammes zwischen den Bauchmuskeln von ihm ab und zeigt das nämliche Verhalten wie die anderen Intercostalnerven.

c) R. abdominalis minor. Ein feinerer Zweig, welcher an der distalen Strecke des Stammes vor Abgabe des R. communicans II zur Ansa lumbalis II von ihm abgegeben wird und gleich in die schiefen Bauchmuskeln eindringt.

2. N. praesacralis II (XXV. Nerv des Stammes), durchbohrt ebenfalls, wie der vorige Nerv, den M. quadratus lumborum, giebt danach einen R. communicans I zum N. praesacralis I ab und nimmt einen eben solchen aus dem N. praesacralis III zur Bildung der Ansa lumbalis I auf. Zu gleicher Zeit giebt er wieder einen R. communicans II ab, welcher mit einem entsprechenden, aus dem N. praesacralis I die Ansa lumbalis III bildet, und setzt dann als N. obturatorius seinen Weg ventro-lateral- und etwas caudalwärts zum Foramen obturatorium fort.

Der aus der Ansa lumbalis III hervorgehende Stamm vereinigt sich bald theils mit dem schon oben erwähnten R. communicans II des N. praesacralis III zur Ansa II, welche an der dorsalen Seite des N. obturatorius dem cephalen Beckenrand aufruht, theils setzt er sich als N. femoralis in den Oberschenkel fort.

3. N. praesacralis I (XXVI. Nerv des Stammes), giebt zunächst nach dem Eintritt in den Bauchraum einen Ramus communicans ab, welcher mit dem gleichen aus dem N. praesacralis II sich kreuzt und zur Ansa lumbalis III geht. Auf der anderen Seite, eine kleine Strecke weiter distal, nimmt er den R. communicans I des N. praesacralis II auf, und bildet so die Ansa sacralis I (A^1). Darauf spaltet er sich in zwei Aeste, von denen der dickere mit dem N. sacralis zur Ansa sacralis II (A^2) sich vereinigt, während der andere, schwächere die Richtung des Stammes eine Strecke weit distalwärts fortsetzt und beim Eintritt in's Foramen ischiadicum einen sehr starken Zuschuss aus dem Plexus sacralis bekommt, um nach Bildung der Ansa sacralis IV (A^4) den N. peroneus zu bilden.

4. N. sacralis. Ein starker Nerv, welcher vor dem Eingang des Foramen ischiadicum den N. praesacralis I empfängt und die Ansa sacralis II (A^2) bildet. Vor der Bildung der letzteren bekommt er einen kleinen R. communicans vom N. postsacralis I und bildet die Ansa sacralis III (A^3).

5. N. postsacralis I, ist ein ebenso starker Nerv, wie der vorhergehende, giebt nach dem Austritt aus dem intervertebralen Raum zunächst je zwei Rr. communicantes zum Plexus sacralis und pudendus und spaltet sich nachher in den dorsal liegenden R. muscularis für den M. coccygeo-femoralis und den ventral liegenden N. pudendus externus.

Diejenigen Rr. communicantes, welche zum Plexus sacralis gehen, bezeichne ich als Rr. communicantes sacrales im Gegensatz zu denjenigen, welche sich dem Plexus pudendus zugesellen und demnach Rr. communicantes pudendales heissen sollen.

a) R. communicans sacralis I, ist ein schwacher Ast und tritt nach kurzem Verlauf am lateralen Rand des Querfortsatzes des zweiten Sacralwirbels zum Stamm des N. sacralis, um die Ansa sacralis III (A^3) zu liefern.

b) R. communicans sacralis II, macht einen etwas längeren Verlauf und spaltet sich distal in zwei Aeste, von denen der ventral liegende zum N. ischio-tibialis hinzutritt und die Ansa sacralis VI (A^6) bildet, während der dorsal liegende zum N. tibialis communis geht und die Ansa sacralis V (A^5) liefert.

c) R. communicans pudendus I, besitzt nach der Abspaltung vom Stamme des N. postsacralis I einen längeren Verlauf und tritt nach der Bildung der Ansa pudenda II (a^2), zu welcher ein R. communicans des N. postsacralis II hinzutritt, zum M. coccygeo-ischiadicus.

d) R. communicans pudendus II, ist viel kürzer, kreuzt den vorigen und tritt zum N. haemorrhoidalis internus, um die Ansa pudenda I (a^1) zu liefern.

e) R. muscularis, geht nach Zerfall in drei Aeste zum M. coccygeo-femoralis longus. Der erste von den dreien durchbohrt den Muskel und verbreitet sich in der Haut der hinteren Seite des Oberschenkels als N. cutaneus femoris posterior, (Fig. 49, *cut. fem. post.*).

f) N. pudendus externus (Fig. 23, *pud. ext.*), setzt den Stamm des N. postsacralis I fort. Nach der Trennung vom R. muscularis wendet er sich um das Tuber ischii nach aussen und verbreitet sich als N. haemorrhoidalis externus sowohl in der Haut (Fig. 50, *pud. ext.*) der Kloakengegend wie in den M. sphincter cloacae. In der Nähe des Tuber ischii giebt er ferner ganz feine Aeste für den cephalen Theil des M. sphincter cloacae

(= Transversus perinei) sowie für den M. coccygeo-femoralis brevis (*m*). Der erstere läuft medialwärts und der letztere lateralwärts zu den betreffenden Muskeln.

6. N. postsacralis II, ist ein sehr schwacher Nerv und theilt sich auf dem medialen Theil der ventralen Fläche des M. coccygeo-femoralis longus und an der dorsalen Seite der Niere in drei Aeste.

a) N. haemorrhoidalis internus, erhält den R. communicans pudendus II des N. postsacralis II zur Bildung der Ansa pudenda I (a^1) und vertheilt sich in den dorsalen Theil des M. sphincter cloacae.

b) R. ventralis, legt sich an die dorsale Fläche der Niere an und geht entlang dieser ventralwärts, um in der Umgebung der Kloake zu enden.

c) N. coccygeo-ischiadicus, empfängt den langen R. communicans I n. postsacralis I zur Bildung der Ansa pudenda II und läuft eine ziemlich lange Strecke caudalwärts zum M. coccygeo-ischiadicus.

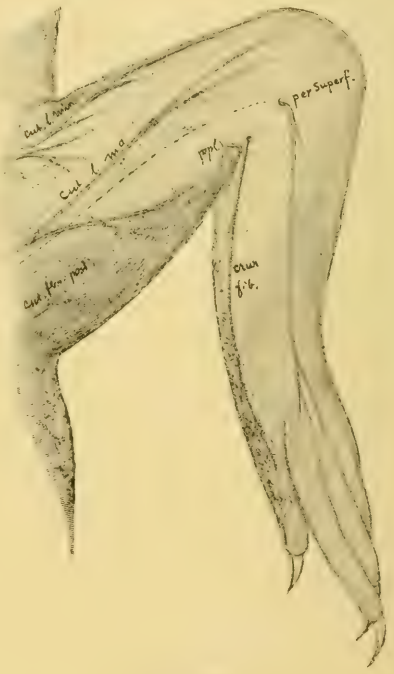


Fig. 49.
Hautnerven der hinteren Extremität, Streckseite. *cut. l. min.* = Cutaneus femoris lateralis minor, *cut. l. ma.* = Cutaneus lateralis major, *Cut. fem. post.* = Cutaneus femoris posterior, *per. superfi.* = Peroneus superficialis, *popl* = Popliteus, *crur. fib.* = Cutaneus cruris ventralis fibularis.

Plexis lumbalis liegt am Eingang des Beckens und besteht aus den Nn. praesacralis III, II und I, welche hier, wie schon erwähnt, drei Ansae lumbalis zusammensetzen.

Die aus dem Plexus hervorgehenden Nerven sind:

1. N. cutaneus femoris lateralis major.
2. N. obturatorius.
3. Nervuli ileo-pectinei.

4. N. cutaneus femoris lateralis minor.

5. N. femoralis.

1. N. cutaneus femoris lateralis major (Fig. 49 *cut. l. ma.*) stellt wie schon erwähnt die Fortsetzung des N. praesacralis III dar, tritt zwischen dem caudalen Rand der breiten Bauchmuskeln und dem cephalen Beckenrand aus dem Bauchraum auf den Oberschenkel aus und verbreitet sich in der Haut der Streckseite des Oberschenkels bis zum Kniegelenk.

2. N. obturatorius (Fig. 33 *obt*) geht aus der Ansa lumbalis I hervor, durchbohrt den M. pubo-ischio trochantericus internus, zieht schräg von dorso-kopfwärts nach ventro-caudalwärts zum Foramen obturatorium. Nach dem Austritt aus demselben giebt er mehrere Muskeläste ab und endet nach Durchbohrung des M. pubo-ischio-tibialis als N. cutaneus femoris medialis obturatorii in der Haut der medialen Seite des Oberschenkels (vergl. Fig. 50 *obt*). Seine Aeste sind:

a) R. pubo-ischio-trochantericus externus, geht nach dem Austritt des N. obturatorius aus dem Foramen obturatorium von ihm ab und vertheilt sich bald darauf in den gleichnamigen Muskel.

b) R. pubo-tibialis posticus, entspringt am lateralen Rand des M. pubo-ischio-trochantericus externus vom Stamme des N. obturatorius und geht lateralwärts zum gleichnamigen Muskel.

c) R. pubo-ischio-femoralis, zweigt sich nahe am Ansatz des M. pubo-ischio-trochantericus externus vom N. obturatorius ab und gelangt medialwärts zum gleichnamigen Muskel.

d) Rr. pubo-ischio-tibiales, werden am cephalen Rande des M. pubo-ischio-femoralis abgegeben und gehen nach Abspaltung in einige Aeste zum M. pubo-ischio tibialis.

e) Rr. cutanei femoris mediales (Fig. 33, 50 *cut. m*), stellen gleichsam die Endäste des N. obturatorius dar, sind aber sehr schwach und verbreiten sich nach Durchbohrung des M. pubo-ischio-tibialis und Zerfall in einige Aeste in der Haut der medialen Seite des Oberschenkels.

3. Nervuli ileo-pectinei, sind zwei kleine Nerven, welche von der Ansa lumbalis II ausgehen und nach kurzem Verlauf bald in den M. pubo-ischio-trochantericus internus eintreten.

4. N. cutaneus femoris lateralis minor (Fig. 49, 50 *cut. l. min.*) geht gleichfalls aus der Ansa lumbalis II hervor und tritt über

den cephalen Rand des Beckens in den Oberschenkel ein, um sich in der Haut der lateralen Oberschenkelseite zu verbreiten.

5. N. femoralis (Fig. 34 *fem*), ist der wesentlichste Nerv aus der Ansa III und theilt sich am cephalen Beckenrand in einen medialen und lateralen Ast.

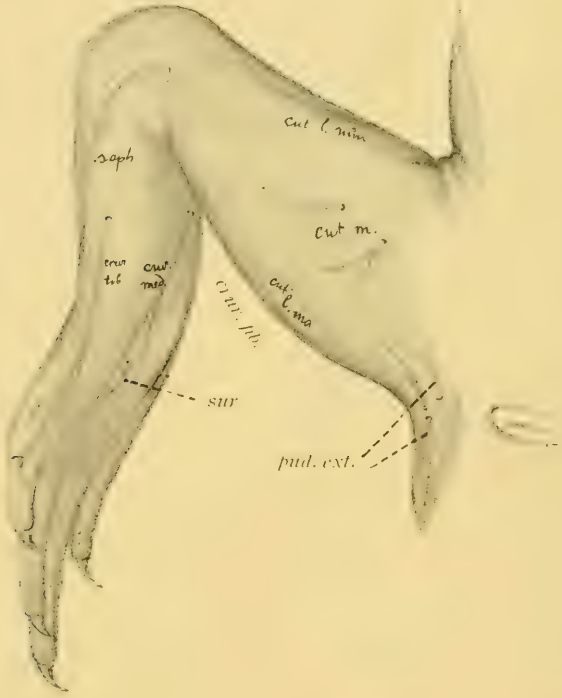


Fig. 50.

Hautnerven der hinteren Extremität, Beugeseite. *cut. l. min.* = Cutaneus femoris lateralis minor, *cut. m.* = Cutaneus femoris medialis, *pud. ext.* = Hautnerven des Pudendus externus, *cut. l. ma.* = Cutaneus femoris lateralis major, *Saph* = Saphenus, *crur-tib* = Cutaneus cruris ventralis tibialis, *crur. med.* = Cutaneus cruris medius, *crur. fib.* = Cutaneus cruris ventralis fibularis, *sur* = Suralis.

A. R. medialis, läuft in der Richtung von lateral-proximal nach medial-distal, kreuzt somit die Längsachse des Oberschenkels schräg und theilt sich am lateralen Rande des M. pubo-tibialis in den N. pubo-tibialis und saphenus.

a) N. pubo-tibialis, tritt von der hinteren Seite des M. pubo-tibialis her gleich in ihn ein.

b) N. saphenus (Fig. 34, 50 *saph*), setzt die Richtung des

Stammes zwischen den M. pubo-tibialis und M. femoro-tibialis fort, und tritt an dem medialen Rand des erst genannten Muskels unter die Haut ein. Nachher geht er dann an der medialen Seite des Kniegelenkes sowie des Unterschenkels distalwärts und endet als N. dorsalis digiti I an der tibialen Seite der ersten Zehe.

B. R. lateralis, theilt sich gleich nach dem Austritt aus der Bauchhöhle in drei Aeste:

a) Rr. musculares breves: α) R. pubo-tibialis posticus, ist ein verhältnissmässig kurzer Ast, geht vom Stamm aus medianwärts, gedeckt vom M. pubo-ischio-trochantericus internus, zum gleichnamigen Muskel.

β) R. ileo-femoralis, geht lateralwärts sofort in den gleichbenannten Muskel.

b) N. ileo-tibialis, geht vom Stamm des Astes lateralwärts zu dem gleichnamigen Muskel.

c) N. femoro-tibialis, hält die Richtung des R. lateralis ein und läuft entlang der Längsachse des Oberschenkels fast gerade distalwärts zum gleichnamigen Muskel.

Plexus sacralis

liegt in der Beckenhöhle und besteht aus den Nn. praesacralis II, I, sowie aus den Nn. sacralis und postsacralis I. Alle diese zusammen bilden sechs Ansae sacrales.

Die Aeste sind:

1. Nervuli ileo-pectinei,
2. N. ischio-tibialis,
3. N. peroneus communis,
4. N. tibialis communis.

1. Nervuli ileo-pectinei.

Man kann sie in breves und longi eintheilen:

α) Nervulus ileo-pectineus brevis, geht direct vom Stamm des N. praesacralis I vor der Bildung der Ansa sacralis II ab und tritt um das Tuber ischii herum zu dem M. pubo-ischio-trochantericus externus und ischio-trochantericus ein.

β) Nervulus ileo-pectineus-longus, ist ebenfalls ein kleiner Ast, geht aus der Ansa sacralis II und III und theilt sich bald in zwei Aeste, R. pubo-ischio-trochantericus externus und R. ischio-trochantericus. Der erstere geht zwischen dem M. ischio-trochan-

tericus und dem knöchernen Rand der Incisura ischiadica nach aussen und vertheilt sich in den gleichnamigen Muskel, während der letztere gleich in den M. ischio-trochantericus eintritt.

2. Nn. ischio-tibiales (Fig. 35 *Isch. tib*),

sind mehrere kurze Aeste, welche aus der Ansa sacralis VI entspringen, zwischen dem M. ischio-trochantericus und coccygeo-femoralis longus aus der Beckenhöhle treten und bald in die grosse Masse des gleichnamigen Muskels eintreten.

3. N. peroneus communis (Fig. 34, 35 *pero*),

geht von der Ansa sacralis IV hervor, tritt am caudalen Rand des M. ischio-trochantericus aus dem Becken an die hintere Seite des Oberschenkels, läuft anfangs zwischen dem M. coccygeo-femoralis longus und ileo-femoralis einerseits und dem M. ileo-fibularis andererseits distalwärts, kommt dann zwischen den M. ileo-fibularis und M. femoro-tibialis zu liegen. An der fibularen Seite des Kniegelenkes tritt er dann über den Ansatz des M. ileo-fibularis auf die Streckseite des Unterschenkels. Nach Abgabe des N. peroneus superficialis (Fig. 34, 49 *per. superf*) am Ursprung des M. peroneus dringt er in die Spalte zwischen den Ursprüngen des ebengenannten Muskels und des M. extensor digitorum communis longus und theilt sich bald in beide Endäste, in den N. peroneus profundus tibialis und den N. peroneus profundus fibularis (Fig. 34, *per. tib. fib*), welche beide über den Fussrücken zur Dorsalseite der Zehen gehen.

Seine Aeste sind:

a) N. ileo-femoralis (Fig. 35) wird beim Austritt des N. peroneus aus der Beckenhöhle zu dem gleichnamigen Muskel abgegeben.

b) N. ileo-tibialis.

c) N. ileo-fibularis (Fig. 35),

Diese beiden kleinen Zweige werden bald nach dem Austritt des N. peroneus communis aus dem Becken abgegeben und gehen schräg abwärts zu den gleichnamigen Muskeln.

d) Ramuli poplitei (Fig. 49 *popl*), sind ganz schwache Aestchen, welche in der Kniekehle sich verbreiten.

e) N. peroneus superficialis (Fig. 41), geht am Ursprung des N. peroneus vom Stamme ab, läuft anfangs auf den genannten Muskel, allmählich der Medianachse des Unterschenkels sich

nähernd, und verbreitet sich in der Haut der dorsalen Seite des Unterschenkels und des Fusses:

Endäste des N. peroneus communis sind:

A. N. peroneus profundus tibialis (Fig. 34 *per. tib*).

B. N. „ „ fibularis (Fig. 34 *per, fib*).

A. N. peroneus profundus tibialis, geht nach der Trennung von seinem Genossen anfangs unter dem M. extensor digitorum communis longus und am distalen Theil des Unterschenkels unter dem M. abductor et extensor hallucis weiter. Auf dem Fussrücken angelangt liegt er unter dem M. extensor digitorum communis brevis und zerspaltet sich in drei Nn. digitales dorsales (*dig*).

Seine Zweige sind:

a) R. extensor digitorum communis longus, wird bald nach der Trennung vom N. peroneus profundus fibularis abgegeben und geht direct in den gleichnamigen Muskel.

b) R. tibialis anticus, wird in der Höhe des distalen Drittels des Unterschenkels abgegeben, läuft medial-distalwärts, und tritt nach Abspaltung in mehrere Aeste in den gleichnamigen Muskel.

c) R. abductor et extensor hallucis, geht nahe am distalen Ende des Unterschenkels zum gleichnamigen Muskel.

d) R. extensor digitorum communis brevis, ein sehr feiner Zweig, welcher eine Strecke weiter distalwärts als der vorhergehende vom N. peroneus profundus tibialis zum gleichnamigen Muskel abgeht.

e) Nn. digitales dorsales, sind Endäste des N. peroneus profundus tibialis und gehen über den Fussrücken zu den Zehen. Ihrer sind drei vorhanden:

α) N. digitalis dorsalis I (*dig*), geht, bedeckt vom M. extensor digitorum communis brevis, zur ersten Zehenspalte, theilt sich hier in zwei Aeste für die Haut der fibularen Seite der ersten und der tibialen der zweiten Zehe. Er giebt ferner tibialwärts einen R. tarso-digitalis für die Dorsalmuskeln der ersten Zehe und einen R. interosseus für den tibialen M. interosseus der zweiten Zehe ab.

β) N. digitalis dorsalis II (*dig*), ist der mittlere Nerv, welcher zur zweiten Zehenspalte geht und nach Gabelung in zwei Aeste die entgegengesetzten Seiten der zweiten und dritten Zehe versorgt. Er giebt auch sowohl tibial- wie fibularwärts je einen R. interosseus für den fibularen M. interosseus der zweiten Zehe und den tibialen der dritten Zehe ab.

γ) N. digitalis dorsalis III, geht nach der Vereinigung mit dem N. digitalis dorsalis IV aus dem N. peroneus profundus fibularis zur dritten Zehenspalte, giebt tibialwärts einen R. interosseus für den M. interosseus der fibularen Seite der dritten Zehe und fibularwärts zwei Rr. interossei für den tibialen wie den fibularen M. interosseus der vierten Zehe ab.

B) N. peroneus profundus fibularis (Fig. 34 *per. fib.*) ist ein schwächerer Endast des N. peroneus communis, geht nach der Trennung vom N. peroneus profundus tibialis längs dem tibialen Rande des M. peroneus zum Theil von ihm gedeckt distalwärts und gelangt über den M. extensor et abductor hallucis longus und M. extensor digitorum communis brevis auf den Fussrücken, um nach Abgabe mehrerer kleiner Muskelzweige als N. digitalis dorsales IV (*dig*) an der fibularen Seite der vierten Zehe zu enden. Seine Aeste sind:

a) R. peroneus, geht im proximalen Theil des Unterschenkels schräg fibularwärts zum gleichnamigen Muskel.

b) R. tarso-digitalis, ein oder zwei Aeste, welche zwischen dem M. extensor digitorum communis brevis und M. extensor digiti minimi aus dem Stamm abgehen und sich in den beiden Muskeln vertheilen.

c) R. communicans, entspringt am fibularen Rande des M. extensor digitorum communis brevis, geht unter ihm tibialwärts und vereinigt sich mit dem N. digitalis dorsalis III des N. peroneus profundus tibialis.

d) N. digitalis dorsalis IV, geht nach Abgabe des minimalen R. interosseus für den fibularen, gleichnamigen Muskel der vierten Zehe direct zur dorsalen Seite derselben, ohne einen entsprechenden Ast an die fünfte Zehe abzugeben.

4. N. tibialis communis (Fig. 35, 38 *Tib*),

verlässt an der caudalen Seite des N. peroneus communis das Becken, theilt sich am Ansatz des M. ileo-femoralis in zwei Aeste, in den lateral und oberflächlich liegenden N. tibialis lateralis und den medial (*Tib. m.*, *Tib. l.*) und tiefer liegenden N. tibialis medialis, welche beide durch die schlanke Sehne des M. coccygeo-femoralis longus von einander geschieden sind.

A) N. tibialis lateralis (*Tib. l.*), zieht nach der Trennung von seinem medialen Genossen entlang der medialen Seite des

M. ileo-fibularis distalwärts und tritt am unteren Rand des genannten Muskels nahe an dessen Ansatz in die Tiefe der Beugeseite des Unterschenkels, indem er das Caput femorale des M. gastrocnemius etwa in der mittleren Höhe durchbohrt und zwischen ihn und den M. tibialis posticus zu liegen kommt. Weiter distal läuft er dann zwischen dem M. gastrocnemius und dem vierten accessorischen Kopf des M. flexor digitorum communis profundus und tritt am distalen Rande des letzteren in die Fusssohle. Anfangs liegt er hier zwischen den Muskeln der Kleinzehe einerseits und dem M. flexor digitorum communis profundus, sowie dem M. tarso-digitalis communis andererseits und zerfällt dann in drei Nn. digitales plantares (*pl*).

Auf seinem Wege giebt er ab:

a) N. cutaneus cruris ventralis medius (Fig. 35, 38, 50, *crur. med.*), geht am oberen Rand des M. ileo-fibularis vom Stamme ab und läuft zwischen den beiden Köpfen des M. gastrocnemius distalwärts; dabei zerfällt er in einige Zweige, welche die Haut der Kniekehle, des Unterschenkels und der Fusssohle versorgen.

b) N. cutaneus cruris ventralis fibularis (Fig. 35, 38, 49, 50, *crur. fib.*) zweigt sich am unteren Rand des M. ileo-fibularis nahe an seinem Ansatz vom Stamme ab, zieht dem Caput femorale des M. gastrocnemius entlang distalwärts zur fibularen Seite der fünften Zehe und versorgt die Haut der fibulo-ventralen Seite des Unterschenkels und die beiden dorsalen Seiten der fünften Zehe, indem er auf dem Rücken des Metatarsale V einen tibialen Zweig zu der genannten Zehe abgiebt.

c) Rr. musculares, sind ganz kurze Aeste, welche vor dem Eintritt des N. tibialis lateralis in das Caput femorale des M. gastrocnemius zu dem letzteren und dem dritten Kopf des M. flexor digitorum communis profundus abgegeben werden.

d) N. digitalis plantaris V (*pl. 5*), geht an der Basis des Metatarsus V ab, versorgt die Kleinzehenmuskeln und geht zur Haut der beiden Seiten der fünften Zehe.

e) N. digitalis plantaris IV (*pl.*), geht an der Basis des Metatarsale IV vom Stamm ab und zieht nach Abgabe eines feinen R. superficialis für den M. flexor digitorum sublimis sowie den M. lumbricalis III zur ventralen Seite der vierten Zehe, um nach der Theilung in einen tibialen und einen fibularen Ast die beiden Seiten der genannten Zehe zu versorgen.

f) N. digitalis plantaris III (*pl.* 3), ist die eigentliche Fortsetzung des Stammes und verhält sich sonst wie der vorhergehende.

g) N. communicans plantaris (*c.*), stellt mit dem vorigen die eigentlichen Endäste des N. tibialis lateralis dar, zieht nach der Trennung von jenem Nerven zwischen dem M. tarso-digitalis communis einerseits und den Mm. interossei andererseits quer hinüber zur medialen Seite, und vereinigt sich mit dem entsprechenden aus dem N. tibialis medialis, um eine bogenförmige Anastomose in der Gegend der Basis der drei mittleren Metatarsalia zu bilden. Aus diesem Anastomosenbogen gehen plantarwärts ein R. tarso-digitalis zu dem M. tarso-digitalis communis und zum M. lumbricalis, und dorsalwärts die Rr. interossei zu den Mm. interossei plantares II und III.

B) N. tibialis medialis (Fig. 38. *Tib. m*), tritt in der Kniekehle zwischen den Ursprung des Caput femorale des M. gastrocnemius und den Ansatz des M. ischio-tibialis posticus lateralis ein, giebt hier mehrere Zweige ab und geht entlang dem fibularen Rande des letzteren Muskels in die Tiefe der Kniekehle, kommt dann zwischen den M. fibulo-tibialis superior und die Membrana interossea und weiter distalwärts zwischen den M. fibulo-tibialis inferior und M. tibialis posticus zu liegen (vergl. Fig. 39, *Tib. m.*). Am Fussgelenk angelangt, durchbohrt er den letztgenannten Muskel und tritt in die Fusssohle ein, wo er hauptsächlich in zwei Nn. digitales plantares zerfällt, nachdem er ausserdem noch einen R. communicans zu einem Zweig des N. tibialis lateralis abgegeben hat.

Seine Aeste sind:

a) Rr. musculares, gehen am Eingang in die Kniekehle vom Stamm zu dem Caput femorale et tibiale des M. gastrocnemius sowie Caput I des M. flexor digitorum communis profundus.

b) N. suralis (*sur*), geht etwas weiter distalwärts als der vorige ab, läuft zwischen dem Caput femorale et tibiale des M. gastrocnemius abwärts und verbreitet sich in der Haut der Planta pedis, nachdem er kleine Muskeläste an den Gastrocnemius sowie an den M. flexor digitorum communis profundus abgegeben hat.

c) N. cutaneus cruris ventralis tibialis (Fig. 38, 50 *crur. tib.*), entspringt ebenfalls in der Kniekehle, tritt unter dem Caput tibiale des M. gastrocnemius an die tibiale Seite des Unter-

schenkels und läuft abwärts, bis er an der tibialen Seite der ersten Zehe als N. digitalis I plantaris endet.

d) Rr. musculares, gehen mit dem vorigen gemeinsam vom Stamm ab, trennen sich aber nach kurzer Strecke von ihm und treten in den M. tibialis posticus, das Caput III des M. flexor digitorum communis profundus sowie in das Caput femorale des M. gastrocnemius ein.

e) R. fibulo-tibialis superior, geht in der Tiefe der Kniekehle zum gleichnamigen Muskel.

f) R. fibulo-tibialis inferior, geht etwa in der mittleren Höhe des Unterschenkels zum gleichnamigen Muskel.

g) R. tibialis posticus, geht am Uebergang des Nerven in die Fusssohle ab, wendet sich zum gleichnamigen Muskel sowie zum Caput IV des M. flexor digitorum communis profundus.

h) N. digitalis plantaris I (*pl. 1*).

i) N. „ „ II (*pl. 2*).

Die beiden verhalten sich wie die gleichen Aeste des N. tibialis lateralis.

j) Ramulus interosseus und Ramus communicans (*c*).

Anhang.

Zur Homologie der Extremitäten.

Dass die beiden Extremitäten der Wirbelthiere einander homolog sein müssen, beweist ihre Entwickelung sowohl in ontogenetischer wie phylogenetischer Hinsicht. Wie sie in der ersten Embryonalzeit als seitliche Anhänge des Körperstammes noch keinen Unterschied unter einander zeigen, dann aber mit ihrem Wachsthum und ihrer Entwicklung immer verschiedener werden, so verhält es sich auch bei den einzelnen Hauptgruppen der Vertebraten. Die bei den Fischen als einfache Flossen vorkommenden äusserlich fast gleich sich verhaltenden Gebilde gestalten sich bei den höheren Thieren immer verwickelter und differiren als vordere und hintere Extremitäten in ihrem Bau immer mehr von einander, bis sie die complicirten Verhältnisse beim Menschen erreichen. Dadurch wird ihre Homologie immer schwerer erkennbar; dass sie aber gleichwohl existirt, kann durch eingehende Studien erschlossen werden. Der Anfang und das Ende der Ent-

wickelung bezw. der Complicirung ist ja gegeben, und wir brauchen nur jene beiden Extreme durch allmähliche Uebergänge zu verbinden, um zu einem klaren Verständniss der Sache zu gelangen. Und das ist ja die wesentliche Aufgabe der vergleichenden Morphologie, dennoch ist sie trotz zahlreicher Arbeiten bis jetzt noch nicht gelöst worden.

Auch die vorliegende Arbeit macht keinen Anspruch darauf, das ganze Problem endgiltig zu lösen, sondern soll nur als ein weiterer Beitrag dazu betrachtet werden. Ich habe mich bemüht, stets nur bei den Thatsachen zu bleiben und mich von etwaiger Speculation möglichst ferngehalten.

Bezüglich der ausserordentlich grossen Litteratur darf ich wohl füglich auf Eisler (89) verweisen, und kann mich deshalb auf einen kurzen historischen Rückblick beschränken.

Gegenbaur (122) und vor ihm Martins haben an der vorderen Extremität des Menschen und der höheren Wirbelthiere eine Drehung des Humerus um seine Achse gefunden, woraus folgen soll, dass der zurückgedrehte Humerus dem an sich geraden Femur entspricht, und dass dann die Epitrochlea nach aussen, der Condylus externus nach innen gerichtet wird, das Olecranon aber gleich der Patella nach vorn zu liegen kommt und der Radius und die Ulna die analoge Lagerung wie die Tibia und Fibula erreichen. Auf diese Weise sollen die beiden Extremitäten ohne Schwierigkeiten mit einander verglichen werden können. In dem spiraligen Sulcus radialis erblickt Gegenbaur den Ausdruck der Drehung des Humerus.

Der Lehre Gegenbaur's trat Albrecht (1) entgegen. Er stellte die Behauptung auf, dass keine Drehung des Humerus, sondern eine Verschiebung des ursprünglich nach innen gelegenen Radius mit seinem proximalen Ende über die Vorderfläche der Ulna nach aussen von dieser stattgefunden habe und dass der Sulcus radialis kein Zeugniss für die Humerusdrehung abgeben könne, weil Spiralfurchen auch an anderen Knochen nachweisbar wären. Durch die Annahme dieser sog. radio-praeaxialen Verschiebung des Vorderarmes musste die Homologie der Weichtheile nothwendiger Weise so umgeformt werden, dass die Beugemuskeln des Oberarmes den Streckern des Oberschenkels entsprechen.

Humphry (174), der die Torsionstheorie des Humerus

nicht anerkennt, trat wieder gegen Albrecht auf (S. 661): for the theory, which he endeavours to substitute for it appears to be as untenable, from a morphological, developmental, or any other point of view, as the torsion theory itself. Seine Ansicht ist (S. 670): My view is that in the primitive position the extensor surfaces of the two limbs are directed upwards, or dorsaly, and the radial and tibial surfaces are directed forward; and in this position the homological relation of their several parts are to be determined. Subsequently by a quarter turn, to some extent particulated in by the pelvis, the extensor surface of the hind limb is directed forwards and the tibial surface inwards; and by a quarter turn in a opposite direction, to some extent participated in by the shoulder girdle, the extensor surface of the upper limb is directed backwards and the radial surface outwards." So wird nach ihm der Extensor antibrachii triceps dem Extensor cruris quadriceps gleichgesetzt.

Hatschek (148) will das Hauptmoment der Stellungsänderung der Extremitäten bei den höheren Thieren im Ellbogen- resp. Kniegelenk gefunden haben. Während der stützende Theil bei den vorderen Extremitäten nach vorn sieht, ist das Ellbogengelenk nach hinten gerichtet, was dann die Pronationsstellung der Vorderarmknochen zur Folge zieht. Bei der hinteren Extremität dagegen sehen der stützende Theil und das Kniegelenk gleichfalls nach vorn; daher stehen die Unterschenkelknochen einander parallel.

Während Hatschek durch vergleichend anatomische Thatsachen zu dem betreffenden Schluss gelangt ist, ging Holl (165) von der entwickelungsgeschichtlichen Basis aus, um die Stellungsveränderung bei dem Erwachsenen festzustellen. Dieselbe kommt nach ihm in der Weise zu Stande, dass bei der unteren Extremität eine Adduction, eine Rotation nach einwärts und Streckung im Hüftgelenk erfolgt, während die obere Extremität mit der ventralen Fläche, die bei der Flossenstellung senkrecht auf die Medianebene stand, zu dieser sich parallel stellt, adducirt, dann distalwärts rotirt und sich soweit distalwärts neigt, dass der Oberarm parallel zur Längsachse des Stammes steht, was wesentlich mittelst der Lageveränderung des Schultergürtels stattfindet.

Auch Holl ist gegen die Torsionstheorie und erklärt, dass der Humerus nicht gedreht sei, dass der spiralige Sulcus radialis in Folge der an ihn sich ansetzenden Muskeln entstanden sei,

und dass die Torsionstheorie schon bei den Vierfüsslern auf eine Schwierigkeit stosse: „Wenn man nämlich den Humerus mit Vorderarm und Hand so zurückdreht, dass das Ellbogen- und Kniegelenk in gleiche Stellung zu liegen kommen, so müssen die Knochen des Vorderarmes und der Hand zu denen des Unterschenkels und Fusses verkehrt stehen." Andererseits bemerkt Holl, dass die Knochen des Unterschenkels ebenso wie diejenigen des Vorderarmes in einer Pronationsstellung sich befinden und somit die Tibia mit dem Radius, und die Fibula mit der Ulna verglichen werden können, was auch aus den Innervationsverhältnissen klar hervorgeht, indem die tibiale wie die radiale Seite der Extremitäten die proximalen und die fibulare wie die ulnare die distalen Nervenstämme erhalten. Die radio-praeaxiale Verschiebungstheorie von Albrecht hält Holl wie der weiter unten zu erwähnende Melzer für haltlos.

Neben den Arbeiten von Hatschek und Holl sind auch noch diejenigen von Stieda und Melzer erwähnenswerth.

Stieda (275) kam nämlich nach Untersuchung der Musculatur und der Nerven zu der Behauptung, dass die Drehung der Gliedmassen nicht stattfinde, sondern dass der Unterschenkel wie der Vorderarm naturgemäss pronirt sei, dass also demnach die Beugemuskeln des Oberarmes den Streckern des Oberschenkels entsprechen sollen; Stieda bemerkt noch dazu, dass die Funktion der Muskeln, ob sie Extensoren oder Flexoren seien, für die morphologische Homologisirung von keinem Belang sein können. „Wenn diese Bezeichnung nicht existirte," sagt er, „wäre Niemand auf die Idee gekommen, alle Extensoren und alle Flexoren für gleichwerthig zu halten"[1]).

Melzer (203) modificirte die Torsionstheorie auf die Weise, dass er für den Vorderarm die pronirte, für den Oberarm aber die suppinirte Stellung als naturgemäss annahm. Dadurch soll die Vorderfläche des Oberarms der Hinterfläche des Oberschenkels gleich werden und so natürlich auch die Homologisirung der Muskeln leicht von statten gehen können; denn die Beuger und Strecker des Vorderarms sind denen des Unterschenkels vollständig gleichwerthig, und ebenso diejenigen des Oberarms denen des Oberschenkels. So ist der M. extensor brachii triceps dem M. extensor cruris quadriceps homolog, der

1) Siehe auch mein Nachwort S. 690.

Biceps brachii dem Biceps femoris, der Coracobrachialis dem Semitendinosus und der Brachialis internus dem Semimembranosus u. s. w. Bezüglich des schwierigen Punktes, dass der Triceps brachii und der Brachialis internus an der Ulna endigen, während ihre Homologa an der unteren Extremität, d. h. der Quadriceps crur. und Semimembranosus anstatt an der Fibula an der Tibia inseriren, oder dass der Biceps brach. an den Radius und der ihm homologe Biceps femor. an die Fibula und nicht an die Tibia sich ansetzt, nimmt er seine Zuflucht zu einer Annahme und sagt (S. 134): „Nun wolle man sich aber erinnern, dass in Folge der mit der fortschreitenden Extremitätenentwickelung geänderten Lagerungsverhältnisse die Skeletknochen in der Ellbogen- und Kniegegend eine Verwerfung zwischen Innen und Aussen erfahren haben, sodass nun der Function nach der proximale Theil der Ulna dem proximalen Theile der Tibia und der proximale Theil des Radius der proximalen Partie der Fibula entsprechen."

Endlich ist noch Eisler (89, 90) zu nennen. Dieser Forscher hat durch eine sehr ausführliche fleissige Arbeit die alte antitropistische Theorie wieder zur Geltung zu bringen versucht. Dabei betont er vorerst, dass die Grundfunction der Extremität präcisirt und erkannt werden muss, wenn auch im Laufe der Entwickelung noch so viel andere Nebenfunctionen hinzutreten mögen. „Besteht ein gemeinsamer Bauplan für kraniale und kaudale Extremität, so muss er sich in jeder Stellung erkennen lassen." Die von vielen Seiten vorgeschlagene Ausgangsstellung für die Vergleichung der Extremitäten hält er also für irrelevant und hebt hervor, dass die phylo- und ontogenetische primitive Stellung derselben nur unter Berücksichtigung der Innervation reconstruirt werden könne. S. 435 (90): „Da sich nun an der fertigen Extremität die gleiche Sonderung der Nerven mit einiger Geduld selbst bis in die Plexuswurzeln ausführen lässt, so gewährt uns also die Nervenvertheilung einen untrüglichen Anhalt einmal für die Bestimmung der beiden Hauptflächen der Extremitäten und der dorthin gehörigen dorsalen und ventralen Muskulatur, zweitens für die Bestimmung des ursprünglich kaudalen bezw. kranialen Randes, woraus sich von selbst ergiebt, welche Stellung der Extremitäten für die Vergleichung die bequemste ist." Als Antitropist ordnet Eisler die Plexusnerven in der Reihenfolge derart an, dass die vordersten Nerven des Plexus brachialis den hintersten des Plexus lumbo-sacralis entsprechen und

umgekehrt. Dem ursprünglich kranialen Rand an der oberen Extremität werden die laterale Fläche des Oberarmes, der Radialrand des Vorderarmes und der Hand, an der unteren dagegen die mediale Fläche des Oberschenkels, der Tibialrand des Unterschenkels und des Fusses gleich gesetzt, während der kaudale Rand an der oberen Extremität mit der Medialfläche des Oberarmes und dem Ulnarrand des Vorderarmes und an der unteren mit der Lateralfläche des Oberschenkels und dem Fibularrand des Unterschenkels correspondiren soll. Dass eine derartige Auffassung auch zu einem ganz absonderlichen Vergleich der Muskulatur der oberen und der unteren Extremität führen musste, liegt auf der Hand, doch will ich darauf nicht weiter eingehen.

Die drei radialen Finger werden von Eisler als Homologa der drei tibialen Zehen betrachtet, und zwar soll dem Daumen die dritte, dem Zeigefinger die zweite und dem Mittelfinger die erste Zehe entsprechen!! — — Die Homologa für den vierten und fünften Finger werden von Eisler in zwei am Tibialrand des Fusses verloren gegangenen Zehen gesucht!

Ich wende mich nun zu dem Resultate meiner eigenen Untersuchungen, mit welchem ich um so weniger zurückhalten möchte, als gerade die Verhältnisse der Hatteria bezüglich der Homologie der Extremitäten manches klarer zu legen im Stande sein dürften, als das bis jetzt an andern Typen möglich war.

Was zunächst die Stellung der Extremitäten anbetrifft, so ist die vordere Extremität im Schultergelenk nach hinten gerichtet und ein wenig auswärts gedreht; das Ellbogengelenk sieht nach hinten, während die hintere im Hüftgelenk nach vorn und einwärts gerichtet, und das Kniegelenk nach vorn gewendet ist. Der stützende, auf dem Boden aufruhende Theil schaut in beiden Fällen nach vorn. Die Knochen des Vorderarmes sind in leichter Pronationsstellung, indem der Radius ein wenig über die Ulna hervortritt; die Unterschenkelknochen dagegen sind fast parallel gestellt.

Der Unterschied in der Stellung des Oberarms und des Oberschenkels bringt es mit sich, dass die Muskeln derselben in ihrer Lage und Funktion nicht übereinstimmen können; die vorderen und medialen Muskeln des Oberarmes kommen an dem Oberschenkel infolge der Innenrotation desselben mehr nach hinten lateralwärts zu liegen und haben dementsprechend eine

andere Funktion zu leisten. Diese letztere ist aber auch von der verschiedenen Form des Ellbogen- und Kniegelenkels abhängig. Die vorderen Oberarmmuskeln können nicht wie diejenigen des Oberschenkels Strecker sein und umgekehrt, weil die beiden Gelenke in ganz entgegengesetzter Weise geformt sind; damit soll nicht behauptet werden, dass sie ihre Gleichwerthigkeit eingebüsst haben. Die Verschiedenheit der Funktion der beiden Muskelgruppen ist durch äussere Umstände erworben; ihre ursprüngliche Zusammengehörigkeit ist aber von der Funktion unabhängig.

Die Stellung der Vorderarmknochen bei der Hatteria weist auf eine Uebergangsform hin, welche zwischen den Amphibien und den höheren Vierfüsslern besteht. Dass die parallele Stellung die primäre und die gekreuzte eine secundäre ist, ist bekannt, und dass die letztere durch Anpassung an die äusseren Umstände zu Stande kommt, ist leicht einzusehen. Zu dem Behuf braucht man nicht weit in die unteren Thierklassen hinabzusteigen, auch in der Säugethierreihe sehen wir genug Beispiele davon; so sind die Vorderarmknochen unter den Carnivoren, bei den im Wasser lebenden Thieren, Pinnipediern, z. B. Robben, Walrossen, parallel gestellt, während eine Pronation bei den Fissipediern eintritt. Die Veränderung der Stellung der sonst gleichen Vorderarmknochen in diesem Falle muss ihre Entstehung in der verschiedenen Lebensweise dieser beiden Thiergruppen haben.

Ob diese Stellungsveränderung durch die Drehung des Humerus in seiner ganzen Länge (Gegenbaur) oder nur in seinem distalen Ende (Melzer, Bolk) oder ob sie durch die Verlagerung des Radius (Albrecht) oder endlich der Ulna (Stieda, Tornier) herbeigeführt worden ist, darauf will ich hier nicht eingehen, will aber doch so viel bemerken, dass der Vergleich der vorderen und hinteren Extremität des Menschen untereinander sowohl als mit denjenigen der niederen Thiere in der pronirten Stellung des Vorderarmes vorgenommen werden muss, weil diese die ursprünglichere darstellt, in der Thierreihe am meisten verbreitet ist, und weil sie dann auch der Stellung der hinteren Extremität näher kommt. Auf diese Weise bekommen der Radius und die Tibia sowie die Ulna und die Fibula in den beiden Extremitäten analoge Lagebeziehungen und erscheinen dadurch einander homolog. Die Ansicht, welche den

Radius der Fibula und die Ulna der Tibia gleichsetzt, ist deshalb nicht richtig. Um diese Ueberzeugung zu gewinnen, genügt schon der Blick auf irgend einen Vierfüssler, welcher die Vorderpfote zum Gehen allein benutzt. Der Radius beim Pferde z. B. bietet fast in allem das gleiche Verhalten wie die Tibia, und die Ulna ist ebenso reducirt wie die Fibula.

Die sämmtlichen Knochen der beiden Extremitäten der Hatteria lassen sich folgendermaassen homologisiren:

Vordere Extremität.		Hintere Extremität.
Scapula		Ileum
Clavicula + Coracoid		Pubis + Ischium
Humerus		Femur
Radius		Tibia
Ulna		Fibula
Carpalia proximalia	Radiale	Tarsale proximale
	Intermedium	
	Ulnare	
Carpalia centralia	Centrale radiale	
	„ ulnare	
Carpalia distalia (I—V)		Tarsalia distalia (I—IV)
Ossa digitorum (I—V)		Ossa digitorum (I—V).

Ueber die Homologie der oben in der Liste nebeneinandergestellten Knochen ist hier nichts weiter zu sagen, nur der Beziehung zwischen der Clavicula und dem Coracoid einerseits und der Pubis und dem Ischium andererseits soll noch mit ein paar Worten gedacht werden. Die Clavicula erscheint bei der Hatteria zwar vom übrigen Schultergürtel emancipirt; da sie aber, wie die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Goette und Wiedersheim lehren, mit ihm dasselbe Blastem theilt und da sie ferner bei der Schildkröte, wo der Schulter- und Beckengürtel einander so ähnlich gestaltet sind, sich genau so verhält, wie die Pubis, so glaube ich, dass sie mitsammt dem Coracoid auf der einen Seite der Pubis und dem Ischium auf der andern wohl gleichgestellt werden darf.

Ich wende mich jetzt gleich zu den bezüglich der Muskeln herrschenden Homologieen und beginne mit dem distalen Abschnitt der Extremität, da die Verhältnisse hier einfacher und klarer vorliegen, als in dem proximalen.

Die Homologie der Muskeln der Hand und des Fusses ist einfach und klar; ich verweise darüber auf die tabellarische Uebersicht. Eine spezielle Erörterung wird kaum nöthig sein.

Im Gebiet des Vorderarmes und Unterschenkels stossen wir schon auf einige Verhältnisse, die besonderer Auseinandersetzung bedürfen; im allgemeinen jedoch stimmen die Muskeln der beiden Abschnitte mit einander vollständig überein.

Beugeseite.

1. Der Flexor carpi radialis (*23*, Fig. 27) ist dem Tibialis posticus homolog (*17*, Fig. 38).

Der erstere geht vom Epicondylus ulnaris humeri schräg zum distalen Ende des Radius sowie zum Radiale und der Tibialis posticus von der Fibula und der Membrana interossea medialwärts zum Metatarsale I, II, III. Somit stimmen sie in Ursprung und Ansatz ungefähr überein. Der Umstand aber, dass der Flexor carpi radialis des Vorderarmes an der Oberfläche liegt, während der Tibialis posticus in der Tiefe des Unterschenkels seinen Sitz hat, kann dadurch erklärt werden, dass diejenigen Muskeln, welche dem M. flexor digitorum comm. profundus und dem M. flexor ulnaris des Vorderarmes entsprechen, am Unterschenkel nicht nur mächtiger entwickelt sind, sondern auch mediale Köpfe bekommen und somit den Tibialis posticus decken. Da sie auch die homologen Nerven (Medianus superficialis resp. Tibialis medialis) erhalten, können sie als einander homolog betrachtet werden.

2. Flexor digitorum communis profundus (*24* Fig. 27, *16* Fig. 37) des Vorderarmes und des Unterschenkels sind einander homolog.

Der Muskel des Vorderarmes entspringt mit drei Köpfen vom Epicondylus ulnaris humeri, von der Ulna sowie von der Handwurzel, und sein Gegenstück am Unterschenkel mit 5 Köpfen von dem Condylus fibul. fem., von der Fibula und von der Fusswurzel. Sie inseriren in gleicher Weise an den Fingern bezw. Zehen und werden von den homologen Nerven, d. h. vom N. medianus superficialis resp. N. tibialis medialis versorgt. Nur weist der Muskel des Unterschenkels eine Abweichung auf, insoweit er nämlich noch einen Kopf (Caput tibiale) besitzt und von dem N. tibialis lateralis kürzere Aestchen bekommt. Dieser Umstand soll

als Ausdruck der besseren Entwicklung und der weiteren Differenzirung der Unterschenkelbeuger überhaupt angesehen werden.

3. Flexor ulnaris (*25* Fig. 27) ist dem Gastrocnemius (*15* Fig. 36) homolog. Der Flexor ulnaris entspringt vom Epicondylus ulnaris hum. und geht entlang der Ulna zur Kleinfingerseite der Hand, während der Gastrocnemius ausser dem homologen Kopf noch einen von der tibialen Seite kommenden besitzt. Der letztere wird aber wie das Caput tibiale des Flexor digitorum communis pedis gedeutet werden müssen. Sonst stimmen die beiden Muskeln bezüglich der Lage, Ansatzweise und der Innervation überein.

4. Pronator teres (*26* Fig. 29, 30) und Popliteus (*18* Fig. 37, 38) (Fibulo-tibialis superior) stimmen in allen Verhältnissen vollständig überein, indem der erstere vom Epicondylus ulnaris zum Radius geht und durch den N. medianus versorgt wird und der Popliteus vom Capitulum fibulae zur Tibia zieht und den N. tibialis medialis empfängt.

5. Pronator quadratus (27 Fig. 29, 30) und Fibulo-tibialis inferior (*19* Fig. 39) gehen von der Ulna resp. Fibula zum Radius resp. Ulna und bekommen den N. medianus prof. resp. Tibialis medial.; sind also völlig homolog.

Streckseite.

1. Der Supinator, Extensor carpi radialis brevis und longus (*28*, *29*, *33* Fig. 26, 28) sind dem einzigen Tibialis anticus (*20* Fig. 34) homolog.

Die drei ersten Muskeln entspringen vom Epicondylus radialis humeri, liegen an der Radialseite des Vorderarmes, inseriren an dem Radius bis zum ersten Finger und werden alle von den Zweigen des Radialis versorgt. Der Tibialis anticus ist der einzige Muskel des Unterschenkels, welcher dasselbe Verhalten zeigt. Er geht nämlich vom proximalen Theil der Tibia entlang an der tibialen Seite des Unterschenkels zum ersten Metatarsus und bekommt den N. peroneus prof. medialis.

Es ist merkwürdig, dass die drei Strecker des Vorderarmes nur in einem einzigen Tibialis anticus des Unterschenkels ihr Homologon finden. Dieser Umstand aber kann wohl demjenigen, welchen wir vorher bei den Mm. gastrocnemius und flexor digitorum communis profundus des Unterschenkels getroffen haben, parallel ge-

stellt werden; wir sehen also, dass beim Unterschenkel die Beuger und beim Vorderarm die Strecker an der medialen Seite (d. h. tibialen resp. radialen Seite) besser entwickelt und weiter differenzirt sind, was nur durch die verschiedenartigen Leistungen des betreffenden Gliedmassenabschnittes erklärt werden kann. Der etwaige Versuch aber, zwei von den drei Vorderarmstreckern, z. B. den Supinator und Extensor carpi radialis brevis des Vorderarmes den tibialen Köpfen des Gastrocnemius und Flexor digitorum comm. profundus des Unterschenkels gleichzustellen, ist nicht möglich, da die Innervationsverhältnisse der beiden Muskelgruppen dagegen sprechen.

2. Extensor digitorum communis longus (*30* Fig. 26) des Vorderarmes und des Unterschenkels (*21* Fig. 34) unterscheiden sich in sofern von einander, als der Muskel des Vorderarmes vom Epicondylus radialis entspringt, während sein Gegenstück am Unterschenkel von der vorderen Fläche des Condylus fibularis fem. seinen Ursprung nimmt. Dieser Umstand wird aber der Verlagerung der Vorderarmknochen und der damit in Zusammenhang stehenden Verschiebung der Ursprungslinie des ersteren zuzuschreiben sein. Im Uebrigen haben die beiden Muskeln genau dasselbe Verhalten in der Lage, Insertion und Innervation. Sie setzen sich beide an die laterale Seite des II.—IV. Metacarpus resp. Metasarsus an und werden von den homologen Nerven, Radialis und Peroneus versorgt.

3. Der Extensor carpi ulnaris und Anconaeus quartus (eigentlich quintus, *31*, *32* Fig. 26) sind dem Peroneus (22 Fig. 34) homolog.

Die beiden ersten Muskeln setzen sich an die Ulna resp. an den ulnaren Rand der Hand und erhalten den N. radialis lateralis. Der Peroneus inserirt an dem fibularen Rand des Fusses und wird vom N. peroneus prof. lat. versorgt. Sie sind also in soweit vollständig homolog, unterscheiden sich aber auch in ihren Ursprüngen von einander, insofern die beiden Muskeln des Vorderarmes statt von der Ulna vom Epicondyl. radial. entspringen, und zwar aus der obenerwähnten Ursache.

4. Der Abductor et Extensor pollicis longus und hallucis (*34* Fig. 28 und *23* Fig. 34) gehen von der Ulna resp. Fibula zum ersten Finger resp. zur ersten Zehe, und werden vom Radialis resp. Peroneus innervirt. Sie sind also völlig homolog.

Die oben aufgeführten Muskeln der Hatteria lassen sich mit denjenigen des Menschen in folgender Art klar und unzweideutig vergleichen:

Hatteria	*Mensch*
Beugeseite des Vorderarmes.	
Flexor carpi radialis	Flexor carpi radialis
Flexor digitorum com. prof.	Flexor digitorum profundus + Flexor pollicis longus + Palmaris longus + Flexor digit. sublim. [1]
Flexor carpi ulnaris	Flexor carpi ulnaris
Pronator teres	Pronator teres
Pronator quadratus	Pronator quadratus.
Beugeseite des Unterschenkels.	
Tibialis posticus	Tibialis posticus
Flexor digitorum com. prof.	Flexor digitorum long. + Flexor hallucis cong.
Gastrocnemius	Gastrocnemius + Soleus + Plantarius
Fibulo-tibialis superior „ „ inferior	Popliteus
Streckseite des Vorderarmes.	
Supinator Extensor carpi radialis brexis Extensor carpi radialis longus	Supinator longus „ brevis Extensor carpi radialis longus „ „ „ brevis
Extensor digitorum comm. long.	Extensor digit. communis + „ digiti quinti proprius
Extensor carpi ulnaris	Extensor carpi ulnaris
Anconaeus	Anconaeus

1) Ein Flexor digitorum sublimis ist bei der Hatteria nur in der Hand entwickelt.

Hatteria	*Mensch*
Streckseite des Unterschenkels.	
Tibialis anticus	Tibialis anticus
Extensor digitorum com. long.	Extensor digitorum longus + Extensor hallucis longus
Peroneus	Peroneus longus „ brevis
Abductor et Extensor hallucis longus [1]).	

Muskeln des Oberarmes und Oberschenkels.

Während die Homologie der Muskeln in den distalen Abschnitten leicht aufgestellt werden konnte, stossen wir im proximalen Abschnitt der Extremitäten auf grosse Schwierigkeiten, da die Verhältnisse viel complicirter geworden sind. Dieses haben auch die früheren Autoren empfunden, und man könnte geradezu sagen, dass sich die ganze Homologiefrage der Extremitäten bisher wesentlich um diesen Abschnitt gedreht hat. Verschliesst man sich aber nicht der Erkenntniss, dass mit der Aenderung der Stellung und Gestalt der Skelettheile auch die Lage und Form der Muskeln anders werden musste, und berücksichtigt man die oben genau geschilderten Innervationsverhältnisse, so ist der Versuch, Klarheit zu gewinnen, doch nicht aussichtslos. Wir werden im Folgenden sehen, wie weit diese Behauptung sich als stichhaltig erweist.

1. Der Pectoralis (*11* Fig. 21) und Coracobrachialis (*15* Fig. 27) sind dem Pubo-ischio-tibialis (*10* Fig. 33) und Ischio-tibialis posticus (*11* Fig. 35) homolog.

Der Pectoralis entspringt vom Sternalapparat und von den Bauchrippen, inserirt am Processus lat. humeri und wird innervirt vom N. pectoralis aus dem Brachialis inf. sowie zum kleinsten Theil vom N. supracoracoideus. Der Coraco-brachialis geht vom Coracoid zum Oberarm und erhält die gleichnamigen Nerven aus dem Brachialis inferior.

Der Pubo-ischio-tibialis zieht von der ventralen Fläche des Beckens zur medialen Seite der Tibia und wird vom Obturatorius versorgt; er entspricht somit einem kleinen Theil des Pectoralis; der

1) Dieser Muskel findet beim Menschen sein Homologon in Extensor hallucis brevis des Fussrückens.

grössere Theil des letzteren und der Coracobrachialis sind aber dem Ischio-tibialis posticus homolog. Derselbe stellt die hintere (=dorsale) Fortsetzung des Pubo-ischio-tibialis dar, indem er vom Ischium zur Tibia zieht und die Nn. ischio-tibiales aus dem Plexus sacro-coccygeus erhält.

Vergleichen wir diese Verhältnisse der Hatteria mit denjenigen des Menschen, so entsprechen die Pectoralis und Coracobrachialis bei beiden einander, während der Pubo-ischio-tibialis den Adductoren und der Ischio-tibialis posticus dem Semi-tendinosus, -membranosus und dem langen Kopf des Biceps gleich gestellt werden können.

2. Der Supracoracoideus (*14* Fig. 26) ist dem Pubo-ischio-trochantericus externus und Pubo-ischio-femoralis (*6*, *7* Fig. 33) homolog.

Der Supracoracoideus zieht vom Coracoid zum Processus lat. humeri und zur medialen Fläche des Humerus und wird vom Nn. supracoracoideus und coraco-brachialis versorgt.

Der Pubo-ischio-trochantericus externus entspringt von der Vorderfläche des Pubo-ischium und inserirt an dem Trochanter major. Er wird vom N. obturatorius sowie von den Nervuli ileo-pectinei longi innervirt, ist somit ihm vollständig homolog.

Der Pubo-ischio-femoralis zieht vom Pubo-ischium zum Femur, bekommt seinen Nerven vom Obturatorius. Er könnte auch dem Pectoralis gleichgestellt werden; jedoch habe ich ihn mit dem Supracoracoideus verglichen, weil dieser eine Zweispaltung seiner Substanz erkennen lässt, und weil deren oberflächliche Schicht dann ausser dem genannten Muskel sonst kein Homologon im Oberschenkel findet.

Der Supracoracoideus entspricht beim Menschen dem Subclavius und vielleicht auch dem Pectoralis minor, und der Pubo-ischio-trochantericus externus dem Obturator externus, während der Pubo-ischio-femoralis einem Adductor des Oberschenkels und zwar wahrscheinlich dem Adductor longus gleichzustellen ist.

3. Der Subscapulo-coraco-brachialis (*18* Fig. 27) ist dem Pubo-ischio-trochantericus internus (*8* Fig. 34) und dem Ischio-trochantericus (*9* Fig. 35) homolog.

Der Subscapulo-coraco-brachialis entspringt mit zwei Köpfen von der Innenfläche des Coracoid und am caudalen Rand der Scapula, setzt sich an den Processus medialis humeri an und

wird hauptsächlich vom gleichnamigen Nerven, aber auch vom N. coraco-brachialis versorgt.

Der Pubo-ischio-trochantericus internus geht von der Innenfläche des Beckens über dessen vorderen Rand zur medialen Fläche des proximalen Theiles des Femur und bekommt Nervuli ileo-pectinei breves.

Der Ischio-trochantericus zieht vom Rand der Incisura ischiadica zum Trochanter minor und wird innervirt von den Nn. ileo-pectinei longi et breves. Dieser Muskel ist als ein abgespaltener Kopf des vorigen anzusehen, und entspricht mit ihm dem Subscapulo-coraco-brachialis, und zwar entspricht der Ischio-trochantericus dem Caput scapulare und der Pubo-ischio-trochant. int. dem Caput coracoides desselben.

Das Caput coracoides und der Pubo-ischio-trochantericus internus unterscheiden sich so viel von einander, als das erstere an den caudalen Rand des Coracoid gleich zum Humerus hinabsteigt, während der letztere erst über den cephalen Beckenrand zu seinem Ansatz gelangt. Diese Art des Verlaufes des genannten Muskels wird wohl durch die verschiedene Stellung und Gestaltung des Beckengürtels herbeigeführt worden sein. Da der Oberschenkel nach vorne gebeugt und da der Beckenrand niedriger ist als der entsprechende des Coracoid und zwar soviel, als der dem Scapulo-humeralis profundus des Brustgürtels entsprechende Muskel hier vermisst wird, so kann jener Muskel auf dem gesagtem Weg viel näher zu seinem Ansatz gelangen. Einen ähnlichen Verlauf weist auch der N. femoralis auf, welcher, wie später gezeigt werden wird, dem N. musculo-cutaneus entspricht und demgemäss unter den caudalen Beckenrand gehen müsste. Auch in diesem Fall muss dieselbe Bedingung zu Grunde liegen.

Dass im Uebrigen der Pubo-ischio-trochantericus internus dem Subscapulo-coraco-brachialis entsprechen muss, geht abgesehen von der Innervation, auch aus dem Lageverhältnisse gegenüber dem Pubo-ischium resp. Coracoid und dem N. obturatorius resp. Supracoracoideus hervor.

Der Subscapulo-coraco-brachialis wird beim Menschen durch den Subscapularis vertreten sein und der Pubo-ischio-trochantericus internus mit dem Ischio-trochantericus werden dem Obturator internus sowie den Gemelli und dem Quadratus femoris entsprechen. Es ist aber auch annehmbar, dass der Iliacus internus aus

dem Pubo-ischio-trochantericus internus hervorgeht; dafür spricht, dass er noch Rami ileo-pectinei aus der Femoralis-Gruppe erhält.

4. Der Coraco-antibrachialis und Humero-antibrachialis (*19*, *20*, Fig. 27) medialis et lateralis (*21* Fig. 26) sind dem Extensor triceps femoris (*14* Fig. 34) (ohne den lateralen Kopf) und dem Pubo-tibialis posticus (*12* Fig. 33) homolog.

Der Coraco-antibrachialis geht vom Coracoid zum Vorderarm und wird innervirt vom N. coraco-brachialis und musculo cutaneus.

Der Humero-antibrachialis medialis entspringt von der ganzen Vorderfläche des Humerus und setzt sich wie der vorige sowohl an den Radius wie die Ulna. Versorgt wird er vom N. musculo-cutaneus.

Der Humero-antibrachialis lateralis geht aus von dem Ligamentum scapulo-humerale, einem Band zwischen Scapula und Humeruskopf, und strahlt in die radiale Vorderarmfascie aus. Innervation wie der vorige.

Der Extensor triceps femoris hat drei Köpfe, von denen zwei, als M. pubo-tibialis und femoro-tibialis bezeichnete, den genannten Oberarmmuskeln sicher gleichgestellt werden können, während sein dritter Kopf, Ileo-tibialis anders zu deuten ist.

Der Pubo-tibialis entspringt vom Pubis und der Femoro-tibialis von der ganzen vorderen Fläche des Femur. Beide setzen sich an das Caput tibiae und werden vom N. femoralis innervirt. Sie sind also dem Coraco-antibrachialis und Humero-antibrachialis medialis et lateralis vollkommen homolog.

Beim Menschen finden die Mm. coraco-antibrachialis und humero-antibrachialis lateralis ihre Homologa in dem Biceps brachii, indem dann der proximale Theil des ersteren dem Caput breve und der Humero-antibrachialis lateralis dem Caput longum entspricht, welche beide Köpfe mit einander distal zu einer Masse verschmelzen.

Der Humero-antibrachialis medialis ist dem Brachialis internus gleichzusetzen.

Der laterale Kopf des Triceps, Ileo-tibialis entspringt vom Ileum und gesellt sich der Hauptmasse des Triceps bei. Er kann den Beugemuskeln des Oberarmes nicht ohne weiteres gleichgestellt werden, da er in seinem proximalen Theil einen Zweig aus dem N. peroneus empfängt. Man könnte vielleicht daraus schliessen, dass er aus zwei Abschnitten besteht, von welchen der proximale

vom N. peroneus versorgte in einem Schultermuskel sein Homologon findet, während der distale einem Oberarmmuskel, sehr wahrscheinlich dem Humero-antibrachialis lateralis entspricht.

Der Pubo-tibialis posticus, welcher vom Pubis ausgeht, dann der medialen Seite des Oberschenkels entlang zur Tibia gelangt und seinen Nerven vom Obturatorius und Femoralis empfängt, muss ebenfalls einem Beugemuskel des Oberarmes gleichwerthig sein, obwohl er kein directes Homologon hier findet.

Der ganze Triceps der Hatteria entspricht dem Quadriceps femoris des Menschen. Der Rectus femoris kommt bei der Hatteria noch nicht deutlich zur Entwickelung; der Pubo-tibialis könnte aber dafür gehalten werden. Der Pubo-tibialis posticus endlich wird wohl den Sartorius des Menschen darstellen.

5. Der Latissimis dorsi (*21* Fig. 21 u. Fig. 26), Dorsalis scapulae, Scapulo humeralis posterior und profundus, sowie der Cleido-humeralis (*13, 16, 17* Fig. 26) einer- und der Anconaeus (*22* Fig. 26) mit seinen vier Köpfen (Caput scapulare, coracoideum, humerale laterale und mediale) andererseits, entsprechen dem distalen Abschnitt des Ileo-tibialis (*14b* Fig. 34), dem Ileo-femoralis und dem Ileo-fibularis (*5, 13* Fig. 35). Es ist nicht möglich, die spezielle Homologie zwischen den genannten einzelnen Muskeln festzustellen.

Der Latissimus dorsi zieht von den Rumpfwirbeln zum Humerus und wird vom gleichnamigen Ast des N. brachialis superior innervirt.

Der Dorsalis scapulae, Scapulo-humeralis posterior und profundus kommen von der Scapula und der Cleido-humeralis von der Clavicula zum Humerus und werden alle vom N. dorsalis scapulae, einem Ast des Brachialis superior versorgt. Ihnen entsprechend können die Ileo-tibialis und Ileo- femoralis am Oberschenkel angeführt werden, denn diese gehen vom Ileum zum Femur und werden vom N. peroneus innervirt.

Von den vier Köpfen des Anconaeus kann nur das Caput scapulare seinen Vertreter am Oberschenkel haben. Es ist dies der Ileo-fibularis, welcher nämlich vom Ileum aus entlang der lateralen hinteren Seite des Oberschenkels distalwärts zur Fibula hinzieht und durch den N. peroneus, welcher ihn zugleich versorgt, von der Tricepsgruppe getrennt ist.

Beim Menschen wird der Latissimus dorsi der Hatteria

durch den gleichnamigen Muskel, der Doralis scapulae, durch den Supra- und Infraspinatus, der Scapulo-humeralis posterior und profundus, durch den Teres minor und major vertreten sein. Der Cleido- humeralis, welcher an dem Processus lateralis humeri direct oberhalb des Humero-antibrachialis medialis (=Brachialis internus) inserirt, wird wohl dem Deltoideus entsprechen.

Der Ileo-tibialis, -femoralis und -fibularis können dem Tensor fasciae, den drei Glutei und dem kurzen Bicepskopf gleichgesetzt werden. Wie sie sich aber zu den letztgenannten Muskeln differenziren, das muss eine künftige Untersuchung lehren. Erwähnt sei noch, dass Fürbringer den Ileo-femoralis auch als Gluteus medius und den Ileo-fibularis als Gluteus maximus bezeichnet hat, und dass nach Gadow der Gluteus medius et minimus dem zum Plexus ischiadicus gehörigen Theile des Ileo-femoralis der Ratiten, der Biceps femoris und Gluteus maximus dem Ileo-fibularis und partim flexor tibialis externus der Reptilien und die Pars ischiadica seines Extensor ilio-tibialis (= M. Ileo-tibialis) einem Theile des Gluteus maximus entsprechen sollen.

Aus dem Vorhergesagten und der beifolgenden Tabelle dürfte ersichtlich sein, dass die Muskeln der beiden Extremitäten zum allergrössten Theil sehr gut homologisirt werden können. Wir wollen nun sehen, wie es mit den Nerven steht. Auch hier beginne ich aus dem schon dort betonten Grunde mit der Peripherie, also mit den Nerven des Vorderarmes und der Hand resp. des Unterschenkels und Fusses, welche Theile ich kurz als distal bezeichne, im Gegensatz zu dem Oberarm und der Schulter resp. Oberschenkel und Becken, die dem proximalen Abschnitt entsprechen.

Im distalen Abschnitt der Extremitäten finden wir drei Nervenstämme, welche an der vorderen Extremität Radialis, Medianus, und Ulnaris und an der hinteren Peroneus, Tibialis medialis und lateralis heissen und welche in folgender Reihe einander homolog sind:

der Radialis dem Peroneus,
der Medianus dem Tibialis medialis,
der Ulnaris dem Tibialis lateralis.

Diese Parallelisirung hoffe ich durch folgende weitere Ausführungen erweisen zu können.

1 a) Der Radialis (*Rad.* Fig. 26), tritt in dem Vorderarm

Tabellarische Darstellung der homologen Muskeln der vorderen und hinteren Extremität.

Oberarm

Beugeseite

	(Muskeln)	(Nerven)
1.	Pectoralis	(Supracoracoideus) (Pectoralis)
	Coraco-brachialis	(Coraco-brachialis)
2.	Supracoracoideus	(Supracoracoideus)
3.	Subcapulo-coraco-brachialis	(Subscapulo-coraco-brach. + Coracobrach.)
4.	Coraco-antibrachialis	(Coraco-brach.+Musculo-cutan.)
	Humero-antibrachialis- medialis	(Musculo-cutaneus)
	„ „ lateralis	„ „
5.	Latissimus dorsi	(Latiss. dorsi)
	Dorsalis scapulae	(Dorsalis scapulae)
	Scapulo-humeralis posterior	(Dorsalis scapulae)
	„ „ profundus	(„ „)

Streckseite

Anconaeus mit Caput scapulare	Radialis
„ coracoideum	
„ humerale lat.	
„ „ med.	

Vorderarm

Beugeseite

Muskeln	(Nerven)
Flexor carpi radialis	(Medianus superfic. + humeralis sup.)
Flexor digg. com. prof.	(Median. superfic.)
Flexor carp. uln.	(Uln.)
Pronator teres	(Median. prof.)
„ quadrat.	(„ „)

Oberschenkel

Streckseite

(Muskeln)	(Nerven)
Pubo-ischio tibialis	(Obturatorius)
Ischio-tibialis posticus	(Ischio-tibialis)
Pubo ischio-trochantericus externus	(Obturatorius)
Pubo-ischio-femoralis	(„)
Pubo-ischio-trochanterius internus	(Ileo-pect. brev.)
Ischio-trochantericus	(Ileo-pect. brev. et long.)
Extensor triceps ohne d. lat. Kopf	(Femoralis)
Pubo-tibialis posticus	(Obturat. und Femoralis)
Der lat. Kopf des Triceps. — M. Ileo-tibialis	(Peroneus)
Ileo-femoralis	(Femoralis und Peroneus)

Beugeseite

Ileo-fibularis	(Peroneus)

Unterschenkel

Beugeseite

Muskeln	(Nerven)
Tibialis postic.	(Tibial. medial)
Fl. digg. com. prof.	(Tib. medial. + Tib. lat.[1])
Gastroc.	(Tib. lat. + medial.)
Fibulo-Tibial. sup.	(Tib. med.)
„ „ inf.	(„ „)

1) Für den fibularen Kopf.

Vorderarm

Streckseite

Muskeln	(Nerven)
Supinator	(Rad. med.)
Extens. carpi radialis brevis	(„ „)
Ext. carp. radial. long.	(„ „ + lat.)
Extens. digg. comm. long.	(„ „ „)
Extens. carpi ulnaris	(„ lat.)
Anconaeus	(„ „)
Abduct. et Ext. pollic. long.	(„ med.)

Hand

Beugeseite

Flexor digg. com. subl.	(Median. superfic. + Uln.)
Abduct. digg. min.	(Uln.)
Lumbricales	(Median. superfic. + Uln.)
Flexor poll.	(Median. prof.)
Adduct. pollic.	(„ „)
Abduct. dig. min.	(Uln.)
Opponeus dig. min.	(„)
Interossei	(Median. prof. + Uln.)

Streckseite

Extens. digg. com. brev.	(Radial. med.)
Adduct. pollic. brevis	(„ „)
Extens. pollic. „	(„ „)
Interossei	(„ „)

Unterschenkel

Streckseite

Muskeln	(Nerven)
Tibial. antic.	(Peroneus prof. medial.)
Extens. digg. com. long.	(Peron. prof. med.)
Peroneus	(„ „ lat.)
Abd. et Extens. halluc. prop.	(„ „ medial.)

Fuss

Beugeseite

Flexor digg. com. subl.	(Tibial. lat. + med.)
Plant. brevis	(Tib. lat.)
Lumbric.	(Tib. lat. + med.)
Flex. hall.	(Tib. med.)
Add. digg. comm.	(Ram. comm. Tib. lat. + med.)
Add. digg. min.	(Tib. lat.)
Flexor dig. min.	(„ „)
Interossei	(Tibial lat. + med.)

Streckseite

Extens. digg. comm. brev.	(Peron. prof. med.)
Abduct. halluc. brev.	(„ „ „)
Extens. „ „	(„ „ „)
Extens. dig. min.	(Peron. prof. lat.)
Interossei	(Peron. prof. med. + lat.)

mit zwei Aesten, einem R. lateralis und medialis auf. Der R. lateralis durchbohrt die lateralen Extensoren, läuft dann von ihnen gedeckt distalwärts und tritt, nachdem er alle die Muskeln mit Aesten versorgt hat, als R. cutaneus manus dorsalis proximal vom Handgelenk unter die Haut. Der R. medialis läuft unter den medialen Extensoren, welche von ihm Zweige bekommen, distalwärts und zerfällt endlich auf dem Handrücken in die die 4 medialen Finger versorgenden Endäste.

1 b) Der Peroneus (*Pero.* Fig. 34 und Fig. 35) zerfällt am Unterschenkel ebenfalls in zwei Aeste, Peroneus profundus lateralis und medialis, welche den oben erwähnten Radialisästen entsprechen, indem sie die Extensoren des Unterschenkels und des Fusses in ähnlicher Weise versorgen. Nur ein dem Cutaneus dorsalis manus entsprechender Zweig wird von ihnen nicht abgegeben; derselbe wird aber durch den Peroneus superficialis[1]), welcher in der Höhe des Knies von dem Peroneusstamm sich abtrennt und die Haut des Unterschenkels und des Fussrückens versorgt, vertreten.

2 a. Der Medianus (*Med.* Fig. 29) besteht aus dem Superficialis und Profundus. Der Medianus superficialis läuft unter dem M. extensor digitorum comm. prof., den er auch versorgt, distalwärts und tritt am Handgelenk als Ram. cutaneus palmaris auf, um sich dann in der Hohlhand zu verbreiten. Der Medianus profundus dagegen zieht in der Tiefe des Vorderarmes distalwärts, versorgt auch den Pronator teres und quadratus und tritt in die Hohlhand ein, um in die drei Endäste, Nn. digitales, zu zerfallen.

2 b. Der Tibialis medialis (*Tib. m.* Fig. 38) tritt nach Abgabe kleiner Muskelzweige sowie des R. suralis in die Tiefe des Unterschenkels ein, und läuft unter den tiefliegenden Muskeln unter Entlassung der Muskelzweige distalwärts, um an die Fusssohle zu gelangen und hier in drei Endäste, d. h. in zwei mediale Fingernerven und Ramus communicans zu zerfallen. Er entspricht demnach dem Medianus profundus. Als dem Medianus superficialis entsprechend lässt sich der R. suralis (*sur*) wohl anführen. Er läuft zwischen den beiden Köpfen des Gastrocnemius abwärts

1) Peroneus superfic. vertritt auch einen Theil des Cutan. brach. et antibrach. lat.

und verbreitet sich, nachdem er kleine Zweige für den Gastrocnemius und Flexor digitorum communis prof. abgegeben hat, in der Haut der Planta pedis.

3 a. Der Ulnaris (*Ul.* Fig. 29) theilt sich in den superficialis und profundus. Der Ulnaris superficialis ist ein Hautnerv

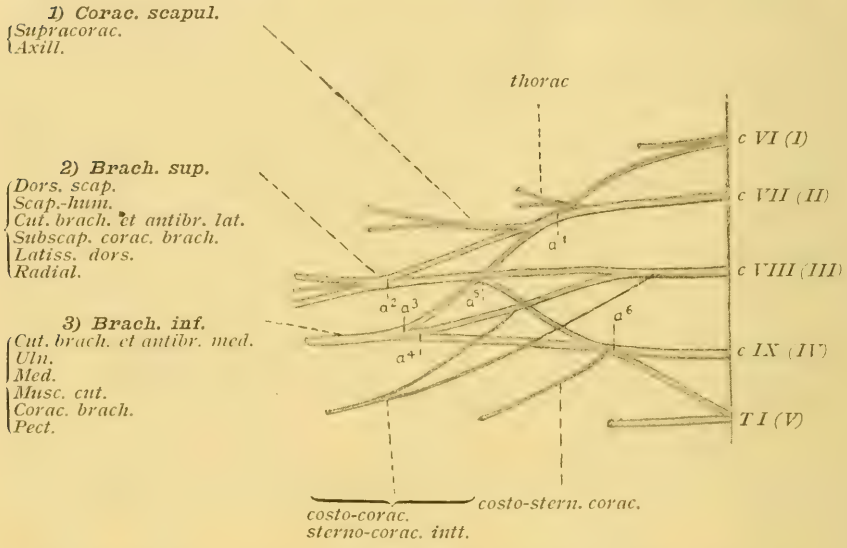


Fig. 51.

Halbschematische Darstellung des Plexus brachialis. *CVI—CIX* = Cervicalnerven, *T. L.* = d. I Rumpfnerv, a^1—a^6 = Ansa brachialis, I—VI.

für die ulnare Seite des Vorderarmes und der Hand, während der profundus unter dem Flexor ulnaris distalwärts nach der Hohlhand zieht und hier in drei Nn. digitales zerfällt.

3 b. Der Tibialis lateralis (*Tib. l.* Fig. 38) bietet genau dasselbe Verhalten, indem er unter dem Gastrocnemius distalwärts zur Fusssohle geht, um hier mit drei fibularen Nn. digitales zu endigen. Der von ihm abgehende Cutaneus crur. ventral. fibularis versorgt die Haut der lateralen Seite des Unterschenkels und des Fusses, hat also ganz dieselben Lagebeziehungen wie der Ulnaris superficialis am Vorderarm.

Nachdem ich so die Homologie der Nerven des distalen Abschnittes zu präcisiren versucht habe, wende ich mich zu den Nerven des proximalen Abschnittes der Extremitäten. Um die complicirten Verhältnisse verständlich zu machen, verweise

ich auf Fig. 51 u. 52, wo die Nerven und die Plexusbildungen der beiden Extremitäten neben einander abgebildet sind.

Man sieht, dass der Brachialis superior mit dem Coracoscapularis dem Plexus lumbalis und der Brachialis inferior dem

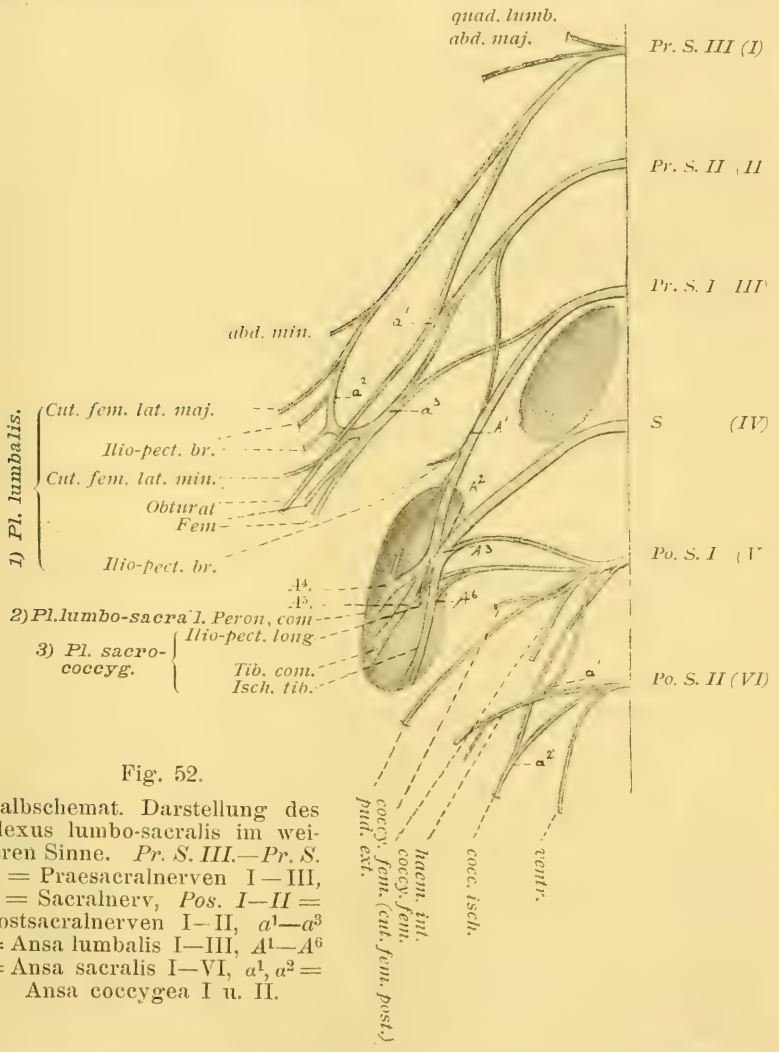


Fig. 52.

Halbschemat. Darstellung des Plexus lumbo-sacralis im weiteren Sinne. *Pr. S. III.—Pr. S. I.* = Praesacralnerven I—III, *S* = Sacralnerv, *Pos. I—II* = Postsacralnerven I—II, a^1—a^3 = Ansa lumbalis I—III, A^1—A^6 = Ansa sacralis I—VI, α^1, α^2 = Ansa coccygea I u. II.

Plexus sacrococcygeus sehr ähnlich sind. Nur findet man am Plexus lumbalis den den III. und IV. Nerven des Plexus brachialis verbindenden Ram. communicans (*d* Fig. 53) nicht vor, während bei dem Brachialis inferior die als Plexus lumbo-sacralis (= Pero-

neus communis) zu bezeichnende Nervengruppe (Peron. com). vermisst wird. Fehlte also am Plexus brachialis der Ram. communicans zwischen dem III. u. IV. Nerven und an dem Plexus sacro-coccygeus der sog. Plexus lumbo-sacralis, so würden die Nerven und Plexus der vorderen wie der hinteren Extremität vollständig übereinstimmen. Der Supracoracoideus und Axillaris der vorderen Extremität fänden dann ihre Homologa in dem Obturatorius und den kleinen Haut- und Muskelnerven des Plexus lumbalis, der wesentliche Stamm des Brachialis superior im Femoralis und der Brachialis inferior endlich im Plexus sacro-coccygeus. So würde dann Alles in schönster Harmonie sein. Dem ist aber in Wirklichkeit leider nicht so, und zwar schon deshalb nicht, weil die Fortsetzung des Brachialis superior distal in den Radialis übergeht, der, wie wir bei Betrachtung des distalen Abschnittes gesehen haben, dem aus dem Plexus lumbo-sacralis gehenden Peroneus vollständig homolog ist, und zweitens, weil der Femoralis, wie später gezeigt werden soll, den Musculo-cutaneus aus dem N. brachialis inferior ganz vertritt. Wie kann also nun dennoch die Homologie der beiden Nerven und Plexusse ermittelt werden?

Zunächst müssen wir in Betracht ziehen, dass die Nerven der vorderen Extremität alle unter dem caudalen Scapularrand zum Oberarm ziehen, während bei den Nerven der hinteren Extremität ein Theil über den cephalen Rand und der andere unter dem caudalen des Beckens zu ihrem Bestimmungsort gehen. Die Nerven der hinteren Extremität müssen sich demnach in die vordere und hintere Gruppe theilen, und dies ist wohl der Hauptfactor, welcher an ihren Plexusbildungen Verwirrungen verursacht. Wie nun die Theilung der Nerven selbst vor sich geht, lässt sich natürlich nicht direct beobachten; es ist aber dennoch möglich, aus dem Plexus brachialis — einerlei, ob nun dieser Plexus eine primitive Stufe darstellt, oder nicht, den Plexus cruralis im weiteren Sinne (d. h. Plexus lumbalis + lumbo-sacralis + sacro-coccygeus) durch Annahme der Theilung der einzelnen Nerven zu reconstruiren, wie das Schema (Fig. 53) es veranschaulicht. Man kann sich also die Umwandlung des Plexus brachialis in den Plexus cruralis folgendermassen vorstellen:

1. Der Hauptstamm des Brachialis superior trennt sich an der Stelle × von dem II. Nerven ab und zwar so, dass am

vorderen Theilstück der Cutaneus brachii et antibrachii lateralis bleibt und mit dem II. Nerven in Zusammenhang steht, während alle anderen Aeste dem Hauptstamm, Radialis, folgen.

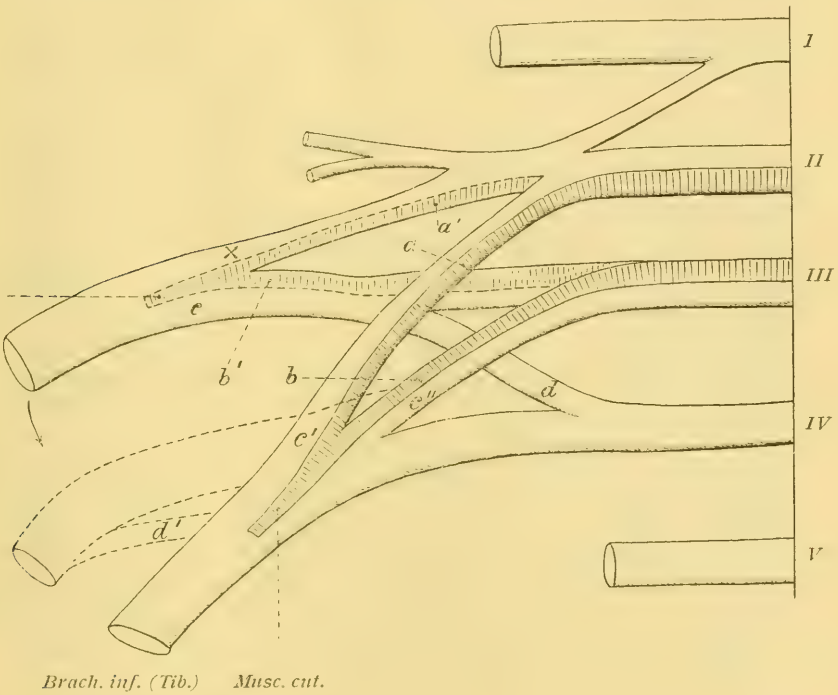


Fig. 53.

Schema, welches die Umwandlung des Plexus brachialis in den Plexus lumbo-sacralis veranschaulicht.

2. Die beiden vom II. und III. zum Brachialis inferior tretenden Rami communicantes zerfallen durch Längsspaltung in zwei Hälften, von denen je eine Hälfte die Tendenz hat, entweder nach vorn oder nach hinten zu ihrem Bestimmungsgebiet zu gelangen, *a* u. *b* z. B. stellen diejenigen Hälften dar, die bestimmt sind, über den cephalen Beckenrand zur vorderen Seite des Oberschenkels zu gehen und die ursprünglich dem Musculo cutaneus (*Musc. cut.*) gehören. Kämen sie also an die Stelle *a'* und *b'* zu liegen, so hätten wir genau dasselbe Verhalten vor uns, wie es der Femoralis (*Fem.*) des Plexus lumbalis darbietet.

3. Der vom II. Nerven abgetrennte Hauptstamm, Radialis (*c*) rückt nach hinten, um unter dem caudalen Beckenrand nach

aussen zu treten, kommt dadurch mit den anderen Hälften der Rr. communicantes II und III (*c'* und *c''*), sowie mit dem Brachialis inferior (= Tibialis) zusammen und wird Peroneus.

4. Der R. communicans (*d*), welcher früher den Nervus III mit IV in Verbindung setzte, schwindet. Es tritt aber ein gleicher (*d''*) zwischen dem nach hinten gerückten Radialis und dem Brachialis inferior auf und ersetzt ihn.

So ist die Umbildung des Plexus brachialis in den Plexus cruralis im Wesentlichen vollzogen. Der Brachialis superior wird der Peroneus und der Brachialis inferior der Tibialis. Der Cutaneus brachii et antibrachii des Brachialis superior bleibt mit derjenigen Nervengruppe zusammen, welche über den cephalen Beckenrand austritt, und zu dieser Gruppe tritt auch aus dem Brachialis inferior ein Zweig hinzu, welcher, ursprünglich den Musculo-cutaneus der vorderen Extremität darstellend, jetzt als Femoralis bezeichnet wird.

Selbstverständlich kann die Umwandlung der beiden Plexus in der That sich anders vollziehen, als hier in groben Zügen erläutert worden ist, und ich will auch nicht behaupten, dass der Plexus cruralis durch die Umwandlung direct aus dem Plexus brachialis hervorgeht, da dieser selbst auch ein Differenzirungsproduct einer primitiven Form ist. Dass aber eine Umordnung in den Elementen der beiden Plexus stattfindet und in Folge dessen auch die Verlagerung der einzelnen Nerven veranlasst wird, kann als sicher angenommen werden. Es wird dann vor allem der Musculo-cutaneus sein, der diesem Schicksal anheimfällt und sich in den Femoralis umwandelt. Dass er den Femoralis vertreten muss, beweist das sonstige Verhalten der beiden Nerven, wovon weiter unten nochmals die Rede sein wird.

Somit glaube ich, die Uebereinstimmungen der Verhältnisse an den Plexus der vorderen und hinteren Extremitäten selbst ermittelt zu haben, und nun fragt es sich, wie es mit den aus ihnen hervorgehenden Nerven steht?

1. Der Supracoracoideus (*Supr. cor.* Fig. 47) ist dem Obturatorius homolog[1] (*obt.* Fig. 33). Die beiden gehen aus dem N. I und II hervor und treten durch das Foramen supracoracoideum resp. Obturatorium zu den einander homologen gleichna-

1) Vergl. Fig. 51, 52.

migen Muskeln an der vorderen Seite des Coracoid resp. Pubo-ischium.

2. Der Axillaris (*ax* Fig. 26 und *cut. s.* (*ax.*) Fig. 47) ist dem Cutaneus femoris lat. maj. homolog[1]) (*cut. l. m.* Fig. 49). Diese beiden entspringen wie die vorigen und verbreiten sich in der Haut der hinteren Schultergegend resp. der dorso-lateralen Seite des Oberschenkels.

3. Der Cutaneus brachii et antibrachii lateralis (*cut. l.* Fig. 47) ist dem Cutaneus femoris lateralis minor homolog (*cut. l. m.* Fig. 49).

Sie gehen aus dem N. I, II und III hervor und verbreiten sich in der Haut der lateralen Seite des Ober- und Vorderarmes resp. der lateral vorderen des Oberschenkels. Während der Cutaneus brachii et antibrachii lateralis ein grosses Gebiet zu versorgen hat, beschränkt sich die Verzweigung des Cutaneus femoris lateralis minor nur auf den Oberschenkel, welch letzterer sonst mehr vom Cutaneus femoris lateralis major versorgt wird. Der Unterschenkel, welcher also keinen Zweig von den beiden Cutanei femoris lateralis erhält, ist aber mit dem Peroneus superficialis versehen. Der letztere muss also ausser dem Cutaneus manus dorsalis des Radialis lateralis auch einem Theil des Cutaneus brachii et antibrachii lateralis entsprechen, woraus verständlich wird, warum der Peroneus superficialis viel stärker entwickelt ist als der entsprechende Cutaneus manus dorsalis.

4. Der Subscapulo-coraco-brachialis ist den Ileo-pectinei breves homolog[2]). Der erstere geht vom Brachialis superior zum gleichnamigen Muskel, während die letzteren aus dem Plexus lumbalis et lumbosacralis zu den Mm. pubo-ischio-trochantericus internus und ischio-trochantericus gehen.

5. Der Latissimus dorsi und dorsalis scapulae und die Rr. anconaei (*latiss.*, *dors.*, *Rad*, Fig. 26) sind dem Ileo-tibialis, Ileo-femoralis und Ileo-fibularis (*il. ti.*, *il. fe.*, *il. fi.* Fig. 35) homolog. Die genannten Nerven des Oberarmes gehen zu den dorsalen Scapularmuskeln und zum Anconaeus und sind alle Zweige des Brachialis superior, wie die entsprechende Nervengruppe des Oberschenkels solche des Peroneus darstellt und die gleichnamigen Muskeln versorgt.

---

1) und 2) Vergl. Fig. 51, 52.

6. Der Pectoralis, Coraco-brachialis und die Nervuli coraco-brachiales (*pect.*, *cor. br.*, *cor. br'.* Fig. 27) sind dem Ischio-tibialis (*Ischio-tib.* Fig. 35) und dem Ileo-pectineus longus[1]) homolog. Der Pectoralis und Coraco-brachialis sowie die Nervuli coraco-brachiales entspringen vom Brachialis inferior und versorgen die Mm. pectoralis, coraco-brachialis, coraco-antibrachialis (prox. Theil) und Supracoracoideus, ebenso wie die aus dem Plexus sacro-coccygeus gehenden Zweige, Ischio-tibialis und Ileo-pectineus longus die Mm. ischio-tibialis posticus, Pubo-ischio-tibialis und pubo-ischio-trochantericus externus innerviren.

7. Der Musculo-cutaneus (*mus. cut.* Fig. 27 und Fig. 48) ist dem Femoralis (*Fem.* Fig. 34 und *saph.* Fig. 50) homolog. Wie diese beiden Nerven an dem Plexus selber sich verhalten, haben wir schon oben ausführlich erörtert. Ihr ferneres Verhalten ist folgendes: Der Musculo-cutaneus giebt, nachdem er vom Brachialis inferior entsprungen ist, dem distalen Theil des M. coraco-antibrachialis, Humero-antibrachialis lateralis sowie inferior (= medialis) Zweige ab und tritt nach Durchbohrung des letzteren Muskels auf die Radialseite über, um sich in der Haut des Vorderarmes bis zur Hand zu verbreiten.

Der Femoralis geht über den vorderen Beckenrand auf die vordere Seite des Oberschenkels, versorgt den M. extensor triceps femoris und den Ileo-femoralis und läuft dann als N. saphenus subcutan entlang dem tibialen Rande des Ober- und Unterschenkels bis zur ersten Zehe.

Die beiden Nerven stimmen also in allem überein[2]).

8. Der Cutaneus brachii et antibrachii medialis (*cut. m.* Fig. 48) ist den Cutanei ventrales cruris (*crur. tib. med.*, *fib.* Fig. 50) homolog. Der Cutaneus brachii et antibrachii medialis zerfällt, nachdem er sich vom Stamm des Brachialis inferior abgetrennt hat, in drei Aeste, in den radialen, mittleren und ulnaren, welche alle die Haut der Beugeseite des Vorderarmes bis zur Hand versorgen.

Ihnen entsprechen an dem Unterschenkel die zwei Aeste des Tibialis lateralis, Nn. cutaneus cruris ventralis medius und

1) Vergl. Fig. 51, 52.

2) Auch Stieda (275) hält die beiden betreffenden Nerven für homolog.

fibularis, sowie ein Cutaneus cruris ventralis tibialis aus dem Tibialis medialis.

Der Cutaneus cruris ventralis fibularis vertritt andererseits auch den Ulnaris superficialis. Dieses ist ein ähnliches Verhalten, wie es der Peroneus superficialis gegenüber dem Cutaneus brachii et antibrachii lateralis sowie Cutanus manus dorsalis aufweist.

Homologie der Nerven.

Vordere Extremität	*Hintere Extremität*
1. Supra coracoideus	1. Obturatorius
2. Axillaris	2. Cutaneus fem. lat. maj.
3. Cutaneus brach. et antibrach. lat.	3. Cutan. fem. lat. min. + Peroneus superfic. (partim)
4. Subscapulo-coraco-brach.	4. Ileo-pectinei breves
5. Latissimus Dorsalis scapulae Rami anconaei des Radialis	5. Ileo-tibialis + Ileo-femoralis + Ileo-fibularis
6. Pectoralis Coraco-brachiales	6. Ischio-tibialis Ileo-pectinei longi
7. Musculo-Cutaneus	7. Femoralis
8. Cutaneus brach. et antibrach. medialis	8. Cutaneus cruris ventr. tibial. „ „ „ medius „ „ „ fibular (part.)
9. Radialis	9. Peroneus
a) lateralis	a) profundus lat.
b) medialis	b) profundus med.
c) Cutaneus manus dorsal	c) superficial (partim)
10. Medianus	10. Tibialis medialis
a) superficialis	a) Ram. suralis
b) profundus	b) Tibialis medial
11. Ulnaris	11. Tibial. lateral
a) superficialis	a) N. Cutan. crur. ventr. fibul. (part.)
b) profundus	b) Tibial. lateral.

Literatur-Verzeichniss.

1. Albrecht, P., Beitrag zur Torsionstheorie des Humerus. Dissert. Kiel 1875.
2. Derselbe, Ueber den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel, und den Nervus spinalis I s. proatlanticus. Zool. Anz. III Bd. . Nr. 64 u. 65. 1880.
3. Derselbe, Note sur la présence d'un rudiment de proatlas sur un exemplaire de Hatteria punctata Gray. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. T. II. 1883.
4. Derselbe, Die 4 Zwischenkiefer, das Quadratum, das Quadratojugale, das Jugale, die Postfrontalia, das Basioticum, die epipituitaren Wirbelcentren, den Proatlas und die Costoide der Säugethiere. Compt. rend. de la 8me session Copenhague 1884.
5. Derselbe, Ueber den morph. Werth des Unterkiefergelenkes, der Gehörknöchelchen und des mittleren und äusseren Ohres der Säugethiere. Sep.-Abdr. aus d. Comptes rendus des Congresses. Basel 1885.
6. Allis, Edw. Phelps, The Cranial Muscles and Cranial and First Spinal Nerves in Amia Calva. Reprint from Journ. of Morph. Vol. XII, Nr. 3. 1897.
7. Anderson, Oskar A., Zur Kenntniss des sympathischen Nervensystens der urodelen Amphibien. Zool. Jahrbücher Bd. 5. 1892.
8. Apolant, Hugo, Ueber d. Gangl. ciliare. Verhandl. der anat. Gesellsch. in Berlin 1896.
9. Balfour, Baikie, On the Skull of Mecistops. Proceed. of the Zool. Soc. London. T. XXV. 1857.
10. v. Bardeleben, K., Ueber die Innervirung des Platysma myoides des Menschen. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. für Medicin u. Naturw. 1879.
11. Derselbe, Zur Morphologie des Hand- u. Fussskelets. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. für Medicin u. Naturw. 1885.
12. Derselbe, On the Bones and Muscles of the Mammalian Hand and Foot. Proceed. of the Zool. Soc. 1894.
13. Derselbe, Bemerkungen zu meinem Referat: „Hand und Fuss" (Verh. d. Anat. Ges. Jg. 8.) Anat. Anz. Bd. 10 Nr. 9.) 1895.
14. Derselbe u. Frohse, Ueber die Innervirung von Muskeln, insbes. an den menschl. Gliedmassen. Verhandl. der anat. Gesellsch. in Gent 1897.
15. Baur, G., Zur Morphologie des Carpus und Tarsus d. Wirbelthiere. Zool. Anz. Nr. 196. 1885.
16. Derselbe, Zur Morphologie des Carpus und Tarsus d. Reptilien. Ebendaselbst, Nr. 208. 1885.

17. Derselbe, Ueber das Archipterygium und die Entwickelung des Cheiropterygium aus Ichthyopterygium. Ebendaselbst, Nr. 209. 1885.
18. Derselbe, Die zwei Centralia im Carpus von Sphenodon (Hatteria) und die Wirbel von Sphenodon und Gecko verticillatus Laur. (G. verus Gray.) Ebendaselbst, Nr. 219. 1886.
19. Derselbe, Osteolog. Notizen über Reptilien. I. Rhynchocephalia. Ebendaselbst, Nr. 238. 1886.
20. Derselbe, Osteolog. Notizen, Fortsetzung. I. Rhynchocephelia. Ebendaselbst, Nr. 240. 1886.
21. Derselbe, The Proatlas, Atlas und Axis of the Crocodilia. Americ. Naturalist. 1886.
22. Derselbe, Ueber das Quadratum der Säugethiere. Sitzungsber. Gesellsch. f. Morph. und. Physiol. z. München. 1886.
23. Derselbe, Ueber die Morphogenie der Wirbelsäule der Amnioten. Biol. Centralblatt. Bd. VI. 1886.
24. Derselbe, Erwiderung an Herrn Dr. A. Günther. Zool. Anz. Nr. 245. 1887.
25. Derselbe, On the Morphol. and Origin of the Ichthyopterygia. American Naturalist. 1887.
26. Derselbe, On the Morphology of Ribs. Ebendaselbst. 1887.
27. Derselbe, Ueber d. Abstammung d. amnioten Wirbelthiere. V. Sitzung. Sitzber. d. Münchener Gesellsch. 1887.
28. Derselbe, On the Phylogenetic Arrangement of the Sauropsida. Journ. of Morph. Vol. I. Nr. 1.
29. Derselbe, Bemerkungen über den Astragalus u. das Intermedium tarsi d. Säugethiere. Morph. Jahrb. Bd. XI.
30. Derselbe, Ueber die Canäle im Humerus der Amnioten. Ebendaselbst, Bd. XII. 1887.
31. Derselbe, Beiträge zur Morphogenie des Carpus und Tarsus der Vertebraten. I. Theil Batrachia. Jena 1888.
32. Derselbe, Kadaliosaurus priscus Credner. The American Journal of Sciene. 1889.
33. Derselbe, Palaeohatteria Credner and the Proganosauria. Ebendaselbst, Vol. XXXVII. 1889.
34. Derselbe, On the Morphol. of the Vertebrate Skull. The Journ. of Morphology. Vol. III. Nr. 3. Boston 1889.
35. Derselbe, The Lower Jaw of Sphenodon. From the Americ. Naturalist. 1891.
36. Derselbe, Der Carpus d. Schildkröten. Anat. Anz. VII. Jahrg. Nr. 7 u. 8. 1892.
37. Derselbe, Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbelthiere. Ebendaselbst, Bd. 10. Nr. 10. 1894.
38. Derselbe, Ueber d. Proatlas einer Schildkröte. (Platypeltis spinifer Les.) Ebendaselbst, Bd. 10. Nr. 11. 1895.
39. Derselbe, Die Palatingegend der Ichthyosauria. Ebendaselbst, Bd. 10. Nr. 14. 1895.

40. Derselbe, Ueber d. Morph. d. Unterkiefers d. Reptilien. Ebendaselbst, Bd. 11. Nr. 13. 1895.
41. Derselbe, Nachtrag zu meiner Mittheilung über Morphol. des Unterkiefers der Reptilien. Ebendaselbst, Bd. XI. Nr. 18—19. 1896.
42. Derselbe, The Stegocephali. Ebendaselbst, Bd. XI. Nr. 22. 1896.
43. Derselbe u. Case, E. C., On the Morphology of the Skull of the Pelycosauria and the Origin of the Mammals. Ebendaselbst, Bd. XIII. Nr. 4 u. 5. 1897.
44. Bayer, F., Ueber die Extremitäten einer jungen Hatteria. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. (Wien.) Bd. XC. I. Abth. Okt.-Heft. 1884.
45. Beard, J., The Ciliary or Motoroculi Ganglion and the Ganglion of the Ophthalmicus profundus in Sharks. Anat. Anz. 2. Jahrg. Nr. 18 u. 19. 1887.
46. Beck, Bernh., Ueber die Verbindungen des Sehnerven mit dem Augen- und Nasenknoten. Heidelberg 1847.
47. Beck, Wilh., Ueber d. Austritt d. N. hypoglossus u. N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Menschen und in der Reihe der Säugethiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln. Anat. Heft von Merkel und Bonnet. Bd. VI. Heft 18. 1896.
48. Van Bemmelen, Beiträge zur Erkenntniss der Halsgegend bei Reptilien. I. Anat. Theil. 1888.
49. Blessig, E., Eine morphol. Untersuchung über die Halswirbelsäule der Lacerta vivipara Jacq. Inaug.-Dissert. Dorpat 1885.
50. Bojanus, Ludowicus Henricus, Anatome Testudinis europaeae. Vilnae 1819—21.
51. Bolk, Louis, Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Musculatur sowie am Plexus lumbo-sacralis. Morph. Jahrb. Bd. 21.
52. Derselbe, Die Sklerozonie des Humerus. Ebendaselbst, Bd. 23. 1895.
53. Born, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier Ebendaselbst, Bd. 2. 1876.
54. Derselbe, Nachträge zu Carpus und Tarsus. Ebendaselbst, Bd. 6. 1879.
55. Brauns, Ein Beitrag z. d. Stammesgesch. d. Sauropsiden. Leopoldiner Heft XXVI. 1890.
56. Bunge, A., Untersuchungen z. Entwickelungsgesch. d. Beckengürtels der Amphibien, Reptilien u. Vögel. Dissert. Dorpat 1880.
57. Burckhardt, Rud., Die Homologien des Zwischenhirndaches bei Reptilien und Vögeln. Anat. Anz. Bd. 9. 1894.
58. Carl, August, Ein Beitrag zur Frage: Enthält die Chorda tympani „Geschmacksfasern"? Arch. f. Ohrenheilkunde. Bd. 10. Heft 2 u. 3. 1876.

59. Carlsson, Albertina, Untersuchungen über Gliedmassenreste bei Schlangen. Bihang Till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. Bd. 11. Nr. 11. 1886.
60. Carus, Victor, Beiträge zur vergl. Muskellehre. Zeitschrift f. wissensch. Zool. III. 1851.
61. Chiarugi, G., Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei sauropsidi e nei mammiferi. Atti soc. Tosc. sci. nat. Pisa. Vol. X. 1889.
62. Clason, E., Die Morphologie des Gehörorgans d. Eidechse. Hasse, Anat. Studien. 1873.
63. Claus, C., Beiträge zur vergl. Osteol. d. Vertebraten. I. Rippen u. unteres Bogensystem. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 74. 1876.
64. Cope, E. D., On the Intercentrum of the Terrestrial. Vertebrata. Transact. Amer. Phil. Soc. XVI. 1886.
65. Derselbe, American Triassic Rhynchocephalia. The Americ. Naturalist. 1887.
66. Derselbe, On the Homologies of the Posterior Cranial Arches in the Reptilia. Read before the American Society. Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XVII. 1892.
67. Cornet, J., Notes sur le prétendu proatlas des Mammifères et de Hatteria punctata. Bull. Acad. Roy. Belg. T. XV. 1888.
68. Credner, Herm., Einige Stegocephalen (Labyrinthodon) aus d. sächsischen Rothliegenden. Berichte d. Naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1880.
69. Derselbe, Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden d. Plauenschen Grundes bei Dresden. Zeitschr. d. Deutschen Geog. Gesellsch. Jahrg. 1881.
70. Derselbe, Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden d. Plauenschen Grundes. Ebendaselbst. 1885.
71. Derselbe, Dasselbe. Ebendaselbst. 1886.
72. Derselbe, Die Stegoceph. und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes. Ebendaselbst. 1888.
73. Derselbe, Die Urfüssler (Eotetrapoda) d. sächsischen Rothliegenden. Naturwiss. Wochenschr. Heft 15. 1891.
74. Cuénod, Auguste, L'articulation du coude. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. V. Heft 10. 1888.
75. Cunningham, D. J., Observation on the Distribution of some of the Nerves of the Head and Neck. Journ. of Anat. and Phys. Vol. VII. 1873
76. Derselbe, Notes on the great splanchnic ganglion. Ebendaselbst. Vol. IX. 1875.
77. Derselbe, Note on a connecting twig between the anterior division of the first and second dorsal Nerves. Ebendaselbst, XI. 1877.
78. Derselbe, Note on the distribution of the anterior tibial nerv on the dorsum of the foot. Ebendaselbst, XIII. 1879.

79. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Vol. I—II. 1835.
80. Derselbe, Recherches sur les Ossemens Fossiles. IX et X. 1836.
81. Deyl, J., Zur vergleichenden Anatomie des Sehnerven. Bellutin international de l'Académie des scienses de l'empereur François Joseph I. Prague 1895.
82. Dollo, Louis, Sur la Morphologie des Côtes. Bullet. scientif. de la France et de la Belgique. Tome XXIV. 1892.
83. Derselbe, Sur la Morphologie de la Colonne Vertébrate. Travaux du laboratoire de Wimereux. Paris, London Berlin 1892.
84. Derselbe, Nouvelle note sur le Champsosaurus, Rhynchocephalien adapté à la vie fluviatile Bull. d. l. Soc. Belg. d. Geol. 1892.
85. Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batrociens aux différentages. 1834.
86. Edinger, Ludwig, Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie d. Centralnervensystems. Schmidt's Jahrbücher d. gesammt. Medizin. Bd. CCXII. 1886.
87. Derselbe, Dasselbe im Laufe d. Jahres 1890. Ebendaselbst, Bd. CCXXXII. 1891.
88. Derselbe, Untersuchungen über die vergleich. Anatomie des Gehirns. 3. Neue Studien über das Vorderhirn d. Reptilien. Sep.-Abdr. aus d. Abhandl. d. Senckenbergischen Naturforschenden Gesellsch. Frankfurt a. M. 1896.
89. Eisler, P., Die Homologie der Extremitäten, Morph. Studien. Abhandlg. d. Naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. 19. 3. u. 4. Heft. 1895.
90. Derselbe, Die Homologie der Extremitäten. Biol. Centralbl. Bd. XVI. Nr. 11. 1896.
91. Emery, C., Zur Morphologie des Hand- und Fussskelets. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
92. Evans, P. T., Reversion of the Cerebellum in American Lizards. Journ. of comparative Neurol. Vol. III. 1893.
93. Fischer, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier. Hamburg 1852.
94. Fick, A. E., Zur Entwicklungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. u. Phys. 1879.
95. Frey, Hermann, Die Gefässnerven des Armes. Archiv f. Anat. und Phys. und wissensch. Medizin v. Reichert u. Du Bois-Reymond. 1874.
96. Derselbe, Anatomische Untersuchungen d. Gefässnerven der Extremitäten. Ebendaselbst. 1876.
97. Froriep, August, Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1882.
98. Derselbe und Beck, Wilh., Ueber das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion in der Reihe der Säugethiere. Anat. Anz. Bd. 10. Nr. 21. 1895.

99. Fruhwald, Ferdinand, Ueber die Verbindung des N. petros. superf. major mit dem Genu N. ficialis. Sitzungsber. d. Wiener Akad. Bd. 74. 1876.
100. Fuliquet, Georges, Recherches sur le Cerveau du Protopterus annectens. Dissertation. Genève 1886.
101. Funke, Ernst, Beiträge zur Anatomie des Ramus maxillaris Nervi trigemini. — Inaug.-Dissert. Königsberg 1896.
102. Fürbringer, Max, Die Knochen und Muskeln der Extremitäten der schlangenähnlichen Saurier. Leipzig 1870.
103. Derselbe, Zur vergl. Anatomie der Schultermuskeln. II. Theil. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII. N. F. 1. 1874.
104. Derselbe, Dasselbe, III. Theil. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1875.
105. Derselbe, Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morph. Jahrb. Bd. 5.
106. Derselbe, Ueber die Nervenkanäle im Humerus der Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. XI. 1886.
107. Derselbe, Ueber die Spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift f. C. Gegenbaur. Leipzig 1897.
108. Gadow, H., On the Remains of some gigantic Land-Tortoises and of an extinct Lizard recently discoverd in Mauritius. Transc. of zool. Soc. of London. Vol. 8. Pt. 3.
109. Derselbe, Remarks on the Cloaca and on the Copulatory Organs of the Amniota. — Philosoph. Transact. Vol. 178. 1888.
110. Derselbe, Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten. — Morph. Jahrb. Bd. VII. 1881.
111. Derselbe, Beiträge zur Myologie der hinteren Extremität der Reptilien. Ebendaselbst. 1881.
112. Gaskell, W. H., The Structure, Distribution and Function of the Nerves which innervate the Visceral and Vascular System. — Journ. of Phys. Vol. VII. Nr. 1. 1885.
113. Derselbe, On the Relation between the Structure, Function and Distribution of the Cranial Nerves. Preliminary Communication. Proceedings of the roy. Soc. Vol. 43. 1888.
114. Derselbe, On the Relation between the Structure, Function, Distribution and Origin of the Cranial Nerves etc. Journ. of Phys. Vol. 10. Nr. 3. 1889.
115. Gaudry, Albert, Les Reptiles de l'époque permienne aux environs d'Autun. — Extrait du bulletin de la Société géologique de France. 3. Série. t. VII. 1878.
116. Gaupp, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- u. Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. 14.
117. Derselbe, Ueber d. Jochbogenbildungen a. Schädel d. Wirbelthiere. — Jahresber. der Schlesischen Gesellsch. f. vaterländische Cultur. 1894.
118. Derselbe, Beiträge zur Morphol. des Schädels. Zur vergl. Ana-

tomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbelthierschädel. Morph. Arbeiten. Bd. 4. Heft 1.
119. Gegenbaur, C., Untersuchungen z. vergl. A. d. Wirbelsäule b. d. Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
120. Derselbe, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Carpus u. Tarsus. I. Heft. Leipzig 1864.
121. Derselbe, Schultergürtel der Wirbelthiere. II. Heft. 1865.
122. Derselbe, Ueber die Drehung des Humerus. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. IV. 1868.
123. Derselbe, Ueber den Musculus omohyoideus u. seine Schlüsselbeinverbindung. — Morph. Jahrb. Bd. I.
124. Derselbe, Ueber den Ausschluss d. Schambeins von der Pfanne des Hüftgelenkes. Morph. Jahrb. Bd. 2. 1876.
125. Derselbe, Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere.
126. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie. — Leipzig 1878.
127. Gianuzzi, J., Note sur les nerfs moteurs de la vessie. Comptes rendus. T. 56. 1863.
128. Giglio-Tos, Sull' omologia tra il diaframma degli Anfibi anuri e quello dei Mammiferi. Estr. dagl. Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. Vol. XXIX. 1894.
129. Gitis, Anna, Beiträge zur vergl. Histol. d. peripheren Ganglien Dissert. Bern 1887.
130. Goette, A., Ueber die Zusammensetzung der Wirbel b. d. Reptilien. Zool. Anz. Nr. 458. 1894.
131. Derselbe, Ueber den Wirbelbau bei d. Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXII. 3. 1896.
132. Derselbe, Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV.
133. Goldfuss, Beiträge zur Kenntniss verschiedener Reptilien der Vorwelt.
134. Gonjaew, Die Nerven des Nahrungsschlauches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
135. Gorski, Ueber das Becken der Saurier. Dissert. Dorpat 1852.
136. Gruber, Wenzel, Ueber einige merkwürdige Oberkieferabweichungen. — Arch. f. Anat. u. Phys. 1873.
137. Derselbe, Ueber den an der Schläfenfläche des Jochbeines gelagerten Kiefer — Schläfenbogen — Arcus maxillo-temporalis intra jugalis beim Menschen etc. Ebendaselbst. 1873.
138. Derselbe, Ueber supernumeräre Knochen im Jochbogen. Ebendaselbst. 1873.
139. Derselbe, Ein Nachtrag z. Vorkommen des zweigetheilten Jochbeines — Os zygomaticum bipartitum — bei Anwesenheit des Kieferschläfenbogens — Arcus maxillo-temporalis intra-jugalis — Gruber. Ebendaselbst. 1876.

140. Günther, A., Contribution to the Anatomy of Hatteria. — Philos. Transact. 1867.
141. Hair, Philip., On the Arrangement of the Muscular Fibres of the Alligator. Journ. of Anat. and Phys. Vol. II. 1868.
142. Hallmann, E., Die vergl. Osteol. des Schläfenbeins. Hannover 1837.
143. Hartog, De, Bijdrage tot de Kennis van het Halsgedeelte der laatste vier Herzenzeen wen. Akademisch Proefschrift. Amsterdam 1886.
144. Hasse, C., und Schwarck, W., Studien z. vergl. Anatomie d. Wirbelsäule, insbes. des Menschen und d. Säugethiere. Anat. Studie v. Hasse. Bd. I. 1873.
145. Derselbe, Das Gehörorgan der Crocodile. Ebendas. 1873.
146. Hasse und Born, Bemerkungen über die Morphologie d. Rippen. Zool. Anz. 1879.
147. Hatscheck, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf d. III. Versamml. in Berlin. Jena 1889.
148. Derselbe, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Ebendaselbst. 1889.
149. Henle, Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 1871.
150. Hepburn, David, The Comparative Anatomy of the Muscles und Nerves of the superior and inferior Extremities of the Anthropoïd Apes. Journ. of Anat. und Phys., Vol. XXVI. 1892.
151. Herrick, C. L., Topography and Histology of the Brain of certain Reptiles. Journ. of comparat. Neurol. Vol. I. 1891.
152. Derselbe, The Hippocampus in Reptilia. Ebendas. Vol. III. 1893.
153. Derselbe, II. Topography and Histology of the Brain of Certain Reptiles. Ebendas. Vol. III, pag. 77. 1893.
154. Derselbe, II. Dasselbe. Ebendaselbst pag. 117. 1893.
155. Derselbe, The Callosum und Hippocampal Region in Marsupial and Lower Brains. Ebendaselbst. 1893.
156. Hibert, Zur Kenntniss der Spinalnerven. Dissertation. Königsberg 1878.
157. Hilgendorf, T., Die Steinheimer Gürtelechse. Propseudopus Fraasii. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Gesellsch. Jahrg. 1885.
158. His, W., Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschl. Embryo. (Uebersichtl. Darstellung.) Arch. f. Anat. und Phys. anat Abth. 1887.
159. Derselbe, Die morphol. Betrachtung der Kopfnerven. Ebendaselbst. 1887.
160. Hoffmann, C. K., Beiträge zur Kenntniss des Beckens bei d. Amphibien u. Reptilien. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. III. 1876.
161. Derselbe, Beiträge zur vergl. Anat. der Wirbelthiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. 4. 1878.
162 Derselbe, Reptilien in: Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreiches. 1890.

163. Holl, Moritz, Beobachtungen über die Anastomosen d. Nervus hypogl. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. II. 1877.
164. Derselbe, Ueber den N. accessorius Willisii. Arch. f. Anat. u. Phys anat. Abth. 1879.
165. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Stellung der Gliedmassen des Menschen. Sitzber. der kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl., Bd. C, Abth. III. 1891.
166. Derselbe, Sull omodinamia delle cinture scapolare e pelvica. Estratto dal Monitore Italiano. Anno II, Nr. 6—7. 1891.
167. Howes, G. B., Hatteria, Proceed. Zool. Soc. Nr. XXV. 1890.
168. Derselbe, On the Coracoid of the Terrestrial Vertebrata. Ebendaselbst. 1893.
169. Humphry, The Myology of the Limbs of Pteropus, the Disposition and Homologies of the Extensor and Flexor Muscles of the Leg and Forearm. Journ. of Anat. and Phys. Vol. III. 1869.
170. Derselbe, Notes on the Muscles of the Glass-snake. (Pseudopus. Pallasii.) Ebendaselbst. 1872.
171. Derselbe, The Muscles and Nerves of the Cryptobranchus Japonic. Ebendaselbst. 1872.
172. Derselbe, The Musclus of Lepidosiren annectens with the Cranial Nerves. Ebendaselbst. 1872.
173. Derselbe, On the Disposition of Muscles in Vertebrate Animals. Ebendaselbst. 1872.
174. Derselbe, On the fore and hind limbs in vertebrates. Ebendaselbst. Vol. X. 1876.
175. Huth, Fr., Beitrag zur Kenntniss der sympath. Nerven. Nachr. v. d. K. G. zu Göttingen. Nr. 4. 1885.
176. Huxley, Th. H., Lectures on the Elements of comp. Anat. London 1864.
177. Derselbe, On the Representative of Malleus and Incus of the Mammalia in the other Vertebrates. Proceed. of the Zool. Soc. 1869.
178. Derselbe, On the Characters of the Pelvis in the Mammalia and the Conclusion respecting the Origin of Mammals which may be based on them. — Proceed. of the royal Society. Nr. 194. 1879.
179. Derselbe, Further Observation upon Hyperodapedon Gordoni. Quart. Journ. of the Geol. Society. 1887.
180. Hyrtl, J., Ueber normale Quertheilung d. Saurierwirbel. Sitzber. der Akad. d. Wiss. in Wien. Bd. 4. 1853.
181. v. Ihering, Herm., Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. Leipzig 1878.
182. Iversen, M., Bemerkungen über die dorsalen Wurzeln des N. hypoglossus. — Bericht d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i./B. Bd. II. Heft I. 1888.
183. Kaufmann, Fr., Die Varietäten der Nerven des Plexus brachialis. Dissert. Giessen 1864.

184. Kazzander, G., Sulla radice dorsale del nervo ippoglosso nell' uomo e nei mammiferi domestici. Anat. Anz. Jahrg. VI. 1891.
185. Kehrer, F. A., Zur Phylogenie des Beckens. — Verhdlg. des Naturhist.-Medic. Vereins zu Heidelberg. N. F. V. Bd. 4. Heft. 1895.
186. Kehrer, G., Beiträge zur Kenntniss des Carpus und Tarsus der Amphibien, Reptilien und Säuger. — Berichte der naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i./B. Bd. I. 1886.
187. Killian, G., Die Ohrmuskeln des Krokodils nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des M. stapedius und des Stapes. — Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XXIV. Bd. N. F. XVII.
188. v. Köllicker, A., Die Selbständigkeit und Abhängigkeit des symp. Nervensystems. Zürich 1844.
189. Könige, Eduard, Zur Geschichte der Anatomie der Hirnnerven. Dissert. Freiburg 1897.
190. Köppen, M., Beiträge zur vergl. Anatomie des Centralnervensystems der Wirbelthiere. — Zur Anatomie des Eidechsengehirns. Morph. Arbeiten. Bd. I. 1892.
191. Krause, W., Beiträge zu Neurologie der oberen Extremität. Leipzig und Heidelberg 1865.
192. Derselbe, Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morph. Jahrb. Bd. 7. 1882.
193. Leydig, Fr., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
194. Macalister, Alex., On the Homologies of the Flexor Muscles of the Vertebrate Limb. — Journ. of Anat. and Phys. Vol. II. 1868.
195. Derselbe, On the Nature of the Coronoid Portion of the Pronator radii teres. Ebendaselbst. 1868.
196. Derselbe, The Arrangement of the Pronator Muscles in the Limbs of Vertebrate Animals. Ebendaselbst. Vol. III. 1869.
197. Derselbe, The Homologies and Comparative Anatomy of the Atlas and Axis. Ebendaselbst. Vol. III. 1869.
198. Marshall, Milnes, The segmental Value of the Cranial Nerves. Ebendas. Vol. XVI. 1882.
199. Maurer, F., Die ventrale Rumpfmusculatur einiger Reptilien. Festschr. f. Gegenbaur. 1896.
200. Mayer, Bemerkungen über den Schädel von Gavialis Schlegelii und Crocodilus ranimus. Arch. f. Naturg. 1858.
201a. Mayer, S., Beobachtungen und Reflexionen über den Bau und Verrichtungen des symp. Nervensystems. Sitzb. d. Wien. Akad. Bd. 66. III. Abth. Juli 1872.
201b. Derselbe, Die peripherische Nervenzelle und d. symp. Nervensystem. Archiv f. Psychiatrie. Bd. 6. 1876.
202. Mehnert, Untersuchungen über die Entwicklung des Os hypoischium (Os cloacae aut.) Os epipubis und Ligamentum medianum pelvis bei den Eidechsen. Morph. Jahrb. Bd. XVII.

203. Melzer, W., Zur Homologie der menschl. Extremitäten. Sep.-Abdr. aus Bd. XXIII (der neuen Folge Bd. XIII) der Mittheilungen der anthrop. Gesellsch. in Wien. Wien 1893.
204. Meyer, Ad., Ueber d. Vorderhirn einiger Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 55. 1893.
205. Derselbe, Zur Homologie der Fornixcommissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. Anat. Anz. Bd. 10, Nr. 15. 1895.
206. Mivart, Notes on the Myology of Iguana tuberculata. Proceed. zool. Soc. of London 1867.
207. Derselbe, On the Myology of Menopoma. Ebendas. 1869.
208. Derselbe, Notes on the Myology of Menobranchus lat. Ebendas.
209. Derselbe, On the Myology of Chamaeleo parsonis. Ebendas. 1870.
210. Newton, E. T., On the Skull Brain and Auditory Organ of a new Species of Pterosaurian (Scaphognathus Purdoni) from the Upper Lias near Whitby, Yorkshire. Philos. Transact. 1888.
211. Derselbe, Reptiles from the Elgin Sandstone — Description of Two New Genera. Ebendas. V. 185. 1894.
212. Nussbaum, M., Nerv und Muskel: Abhängigkeit des Muskelwachsthums vom Nervenverlauf. Verhandlg. der Anat. Gesellsch. in Strassburg. 1894.
213. Onodi, A. D., Neurologische Untersuchungen an Selachien. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Histol. Bd. III, Heft 9. 1886.
214. Owen, The anatomy of Vertebrates. London 1868.
215. Owsiannikow, Ph., Ueber d. symp. Nervensystem der Flussneunaugen, nebst einigen histol. Notizen über andere Gewebe dess. Thieres. Milanges biologiques tirés du bulletin de l'Académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg. Tome XI. 1883.
216. Parker, W. K. und Bettany, G. T., The Morphology of the Skull. London 1877.
217. Parker, W. K., On the Structure and Development of the Skull in the Lacertilia. I. On the Skull of the common Lizards. Proceed. of the roy. Soc. 1879.
218. Paterson, A. M., On the Fate of the Muscle-Plate and the Development of the Spinal Nerves and Limb Plexus in Birds and Mammals. Reprinted from the Quarterly Journ. of Microscopical Science for August. Vol. XXVIII, N. S. 1887.
219. Derselbe, The Position of the Mammalian Limb., Regarded in the light of its Innervation and Development. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIII. 1888.
220. Derselbe, The Pectineus Muscle and its Nerve. — Supply Ebendas. Vol. XXVI. 1892.
221. Perrin, A., Comparaison entre le membre antérieur et le membre postérieur de quelques Urodèles. Comptes rend. des Séances de l'Acad. des Sciences. 1893.
222. Derselbe, Contributions à l'étude de la Myologie comparée.

Membre postérieur chez un certain Nombre de Batraciens et de Sauriens. Bullet. scientif. d. l. France et d. l. Belgique, Extr. du Tome XXIV. 1893.

223. Derselbe, Recherches sur les affinités zoologiques de l'Hatteria punctata. Annales des sciences naturelles, zool. et paléont. Tome XX. 1895.

224. Peter, Karl, Ueber die Bedeutung des Atlas der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 10, Nr. 18. 1895.

225. Peters, Wilh., Note on the Homology of the Tympanic Bone. Proceed. of the zool. Soc. of London 1867.

226. Derselbe, Ueber die Verbindung des Os tympanicum mit dem Unterkiefer bei Beutelthieren. Monatsbericht d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1867.

227. Derselbe, Ueber das Os tympanicum und die Gehörknöchelchen der Schnabelthiere. Ebendaselbst. 1867.

228. Derselbe, Ueber die Gehörknöchelchen und d. Meckelschen Knorpel bei den Crocodilen. Ebendaselbst. 1868.

229. Derselbe, Ueber d. Gehörknöchelchen der Schildkröten, Eidechsen und Schlangen. Ebendas. 1869.

230. Derselbe, Ueber die Gehörknöchelchen und ihre Verhältnisse zu dem ersten Zungenbeinbogen bei Sphenodon punctatus. Ebendaselbst. 1874.

231. Peytoureau, La glande pinéale et le troisième oeil des Vertébrés. Paris 1887.

232. Pfeiffer, W., Zur vergl. Anatomie des Schultergürtels u. der Schultermuskeln d. Säugethiere, Vögel und Amphibien. Dissert.-Giessen 1854.

233. Rabl, Karl, Ueber das Gebiet des N. facialis. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 8. 1887.

234. Rabl-Rückhard, Das Centralnervensystem des Alligators. Abdr. aus d. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXX. Bd. 1877.

235. Derselbe, Ueber das Vorkommen eines Fornixrudiments bei Reptilien. Zool. Anz. Nr. 84. 1881.

236. Derselbe, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange. Zeitschr. f. wiss. Zool. LVIII. Bd. 4. Hft. 1894.

237. Ranson, W. B., On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anz. Nr. 227. 1886.

238. Rathke, H., Ueber den Bau und die Entwickelung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853.

239. Rauber, A., Ueber den symp. Grenzstrang. München 1872.

240. Derselbe, Die letzten Spinalnerven und Ganglien. Morph. Jahrb. III. 1877.

241. Reichart, Max, Beitrag zur Anatomie des Ganglion ophthalmicum. Dissert. München. 1875.

242. Remak, Neurol. Erläuterungen. Müllers Archiv. 1844.

243. Derselbe, Ueber selbständiges Darmnervensystem. Berlin 1847.

244. Derselbe, Ueber peripherische Ganglien des Nahrungsrohres. Müllers Archiv. 1858.
245. Retzius, sen., Ueber den Zusammenhang der Pars thoracica nervi sympathici mit den Wurzeln der Spinalnerven. Meckels Archiv. 1832.
246. Retzius, G., Untersuchungen über die Nervenzellen der cerebrospinalen Ganglien und der übrigen peripherischen Kopfganglien. Arch. f. Anat. und Phys, anat. Abth. 1880.
247. Derselbe, Ganglion ciliare, Biolog. Untersuch. Neue Folge, Bd. 6. 1894.
248. Derselbe, Ueber das Ganglion ciliare. Anat. Anzeiger Bd. 9, Nr. 21. 1894.
249. Rosenberg, E., Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morph. Jahrb. I. 1875.
250. Rüdinger, Die Anatomie der menschl. Gehirnnerven. 1868.
251. Derselbe, Aquaeductus vestibuli des Menschen und des Phyllodactylus europaeus. Zeitschr. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. II. 1877.
252. Rütimeyer, L., Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten. Verhandl. d. Naturf. Ges. in Basel VI. 1. Basel 1873.
253. Sanders, Notes on the myology of Platydactylus japonicus. Proceed. zool. Soc. London 1870.
254. Derselbe, Notes on the myology of Liolepis Betti. Ebendas. 1872.
255. Derselbe, Notes the myology of the Phrynosoma coronatum. Ebendaselbst 1874.
256. Schiff, Leçons de la physiologie de la digestion. T. I. 1867.
257. Schwalbe, G., Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII, N. F. VI.
258. Derselbe, Lehrbuch d. Neurologie. Erlangen. 1880.
259. Seeley, Harry Govier, Resemblances between the Bones of Typical living Reptiles and the Bones of other Animals. Linn. Journ. Zoology. Vol. XII. 1874.
260. Derselbe, The Resemblances of Ichthyosaurian Bones to the Bones of other animals. Linn. Journ. Zoology, Vol. XII. 1875.
261. Derselbe, Researches on the structure, organization and classif. of the Fossil Reptilia. I. On Protorosaurus Speneri. Philos. Transact. Vol. 178. 1888.
262. Derselbe, Gleicher Titel. II. On Pareiasaurus bombideus (Owen) Ebendas. Vol. 179. 1888.
263. Siebenrock, F., Zur Kenntniss des Kopfskeletts der Scincoiden, Anguiden und Gerrhosauriden. Annal. des K. K. Naturhist. Museums Bd. VII, Heft 3. 1892.
264. Derselbe, Ueber Wirbelassimilation bei den Sauriern. Ebendas. Separatabdr. Bd. VII, H. 4. 1892.
265 Derselbe, Das Skelet von Brookesia superciliaris Kuhl. Sitzb.

d. K. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. CII, Abth. I. Febr. 1893.
266. Derselbe, Zur Osteologie des Hatteriakopfes. Ebendas. Juni 1893.
267. Derselbe, Das Skelet der Lacerta Simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Ebendas. Bd. CIII, Abth. I. April 1894.
268. Derselbe, Das Skelett der Agamidae. Ebendas. Bd. CIV, Abth. I. Nov. 1895.
269. Smalian, Carl, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII. 1884.
270. Spencer, Baldwin, On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quarterly jour. of micros. science N. S., Vol. XXVII. 1886.
271. Sperino, G., Sulla presenza di cellule ganglionari sul decorso delle fibre che compongono i nervi splanchnicus major et minor. Estratto dalla Gazetta degli Ospitali N. 10. 1886.
272. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1856.
273. Stieda, Ludw., Ueber den Ursprung der spinalartigen Hirnnerven. Sepabdr. aus d. Dorpater medic. Zeitschr. II. Bd. 1873.
274. Derselbe, Ueber den Bau des centralen Nervensystems d. Amphibien und Reptilien. Leipzig 1875.
275. Derselbe, Ueber die Homologie der Gliedmassen der Säugethiere und des Menschen. Biol. Centralbl. Bd. XIII, N. 15 u. 16. 1893.
276. Studnička, F. K., Bemerkungen zu dem Aufsatze: Das Vorderhirn der Cranioten von Rabl-Rückhard. Anat. Anz. Bd. 10, Nr. 3—4. 1894.
277. Derselbe, Zur Anatomie der sog. Paraphyse des Wirbelthiergehirns. Sitzber. der Königl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. Math.-naturw. Cl. vorgelegt 8. Febr. 1895.
278. Thompson, D'Arcy, W., On the Hind-Limb of Ichthyosaurus, and on the Morphology of Vertebrates Limbs. From the journ. of Anat. and Phys. Vol. XX. 1885.
279. Tschau, A., Rech. sur l'Extrémité antérieur des Oiseaux et des Reptiles. Inaug.-Diss. Genève 1889.
280. Tornier, Gustav, Das Entstehen der Gelenkformen. Sonderabdr. aus: Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. I.
281. Vaillant, M. S., Sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. Compt. rendus des Séances de l'ac. des Sciences. 1880. Sowie Ann. des Sc. anat. 6e Serie Zool. T. 10. 1880.
282. Volkmann, A. W., Ueber die Faserung des Rückenmarkes und der symp. Nerven in Rana esculenta. Müllers Archiv 1838.
283. Waldschmidt, Julius, Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. — Jenaische Zeitschr. Bd. XX. N. F. XIII. 1886.
284. Walsh, J. E., The anatomy of the Brachial Plexus. The American journ. of Medicin for October 1877.
285. Watteville Baron Armand de, Description of the Cerebral

and Spinal Nerves of Rana esculenta. Journ. of. Anat. u. Phys. Vol. IX. 1875.
286. Wiedersheim, R., Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus etc. Morph. Jahrb. Bd. 1. 1876.
287. Derselbe, Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.
288. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. III. Aufl. Jena 1893.
289. Van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Naturk. Verh. d. Koninkl. Akad. deel XXII. 1882.
290. Derselbe, Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. V, Hft. 3. 1882.
291. Wutzer, C. G., Ueber den Zusammenhang des symp. Nerven mit dem Spinalnerven. — Müllers Archiv 1834.
292. Zander, Ueber die Anordnung der Wurzelbündel des N. oculomot. beim Austritt aus dem Gehirn. Anat. Anz. Bd. 12. N. 24/25. 1896.
293. Derselbe, Kleinere Mittheilungen. Ber. phys.-ökon. Ges. Königsberg 1896.

Nachwort zur Homologie der Extremitäten.

Im Bericht über die Verhandlungen der Section für Anat. und Histol. auf dem internat. medic. Congress in Moskau, 19.—26. August 1897 (Anat. Anz. Bd. XIV, Nr. 8, d. 23. Dez. 1897) ist über einen von Prof. Stieda gehaltenen Vortrag: „Ueber die Homologie der Brust- und Beckengliedmassen" referirt, und ich muss den genannten Redner mit voller Anerkennung begrüssen, da er sich dahin ausgesprochen hat, dass die Flexoren des Oberarmes den Extensoren des Oberschenkels entsprechen, und dass man beim Vergleich beider Extremitäten von der pronirten Stellung des Vorderarmes ausgehen soll — eine Ansicht, die auch ich in der vorliegenden Abhandlung zum Ausdruck gebracht habe.

Auch ich hatte eigentlich die Absicht, an dem genannten Congress theilzunehmen und den betreffenden Gegenstand zur Rede zu bringen, was aber wegen eines Hindernisses meinerseits leider nicht zustande kommen konnte; desshalb habe ich meine diesbezügliche Arbeit, deren Autoreferat schon in einer japan.

Zeitschrift „The Tokio medical Journal“ Nr. 1015, 18. Sept. 1897 erschienen ist, der Monographie über die Hatteria als Anhang hinzugefügt; und ich möchte hiermit nur meiner Freude Ausdruck verleihen, dass das gleiche Thema und die im wesentlichen gleiche Ansicht von uns beiden durch einen sprachgewandten deutschen Gelehrten den anwesenden Fachgenossen aus allen Nationen mitgetheilt worden ist.

Freiburg i. B., den 5. Januar 1898.

G. Osawa.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Histologische Untersuchungen über den Einfluss des Schneidens der Haare auf ihr Wachsthum.

Von

C. W. Bischoff.

Im Jahre 1893 veröffentlichte E. Remesow[1]) in St. Petersburg eine Arbeit, in der er Untersuchungen über den Einfluss des Schneidens der Haare auf ihr Wachsthum mittheilte. Er kam zu dem Resultat, dass das Schneiden das Wachsthum der Haare befördert. Herr Professor Schiefferdecker hatte die Güte, mich auf diese Arbeit aufmerksam zu machen und mich zu einer Prüfung der Resultate Remesow's zu veranlassen.

1) E. Remesow, Materialy k isutscheniju usslowi rossta woloss u shiwotnych. (Materialien zum Studium des Wachsthums der Haare bei den Säugethieren.) St. Petersburg 1893. Diss. inaug. 50 pp. m. 1 Taf.

Meines Wissens ist die Arbeit Remesow's der erste Versuch, die in Rede stehende Frage auf histologischem Wege zu lösen. Remesow nimmt an, wenn das Schneiden das Haar zu stärkerem Wachsthum veranlasst, so müssen sich in dem Bulbus Veränderungen finden, die auf gesteigertes Wachsthum zurückzuführen sind. Der Autor schnitt seinen Versuchsthieren (Kaninchen und Hunden) an gewissen Stellen die Haare, exstirpirte später die betreffenden Hautstücke und die entsprechenden der anderen Seite und fand bei der mikroskopischen Untersuchung, dass die Zwiebeln der geschnittenen Haare dicker waren, als die der unberührt gebliebenen Haare; ihre Zellen waren saftiger und grösser, und vor allem zeigten sich in den Zwiebeln der geschnittenen Haare bedeutend mehr Mitosen, also alles Zeichen gesteigerten Wachsthums. Als günstigste Methode bei dem Schneiden erwies es sich, die Haare an drei Tagen hintereinander jedes mal um ein Drittel ihrer Gesammtlänge zu kürzen, so dass am dritten Tage die Haare bis dicht an die Haut entfernt waren. Nach weiteren fünf bis sechs Tagen wurden die Hautstücke mit den geschnittenen Haaren und ebenso die Controllstücke exstirpirt. Es befanden sich dann die oben angegebenen Erscheinungen gesteigerten Wachsthums auf ihrem Höhepunkt. Noch mehr Mitosen fanden sich, wenn die Haare am dritten Tage nicht geschnitten, sondern rasirt wurden. Remesow erläutert diese Verhältnisse an einer Tafel. Man sieht zunächst die physiologische Norm der Haarzwiebel eines Kaninchens. Die Zwiebel hat auf dem Bilde an ihrer breitesten Stelle einen Durchmesser von 2,8 cm, die Zellen sind relativ klein, Mitosen sind nicht vorhanden. Zweites Bild: die Haarzwiebel eines Kaninchens vier Tage nach dreimaligem Haarschneiden. Der Durchmesser der Zwiebel beträgt 3,1 cm, die Zellen sind grösser geworden, die Kerne dicker; man sieht zwei Mitosen. Die dritte Figur zeigt uns die Haarzwiebel eines Kaninchens sechs Tage nach dreimaligem Haarschneiden. Der Durchmesser der Zwiebel beträgt 3,4 cm; die Zellen sind noch grösser geworden, die Kerne prallrund; man sieht acht Kerntheilungsfiguren. Aehnliche Zeichnungen sind vom Hund angefertigt, nur ist die Anzahl der Mitosen hier eine viel geringere. Sämmtliche Bilder sind gezeichnet nach Längsschnitten, die durch die mittlere Partie des Bulbus gelegt sind.

Ehe ich nun zu meinen Versuchen übergehe, möchte ich einiges über die Technik sagen. Theils aus Humanitätsgründen, theils um die Stücke möglichst lebenswarm einzulegen, hielt ich es für zweckmässig, die Thiere nicht zu tödten, sondern in Narcose zu operiren. Ich habe Chloroform und Aether versucht. Entgegen der weit verbreiteten Ansicht, dass die Thiere, speciell Hunde, das Chloroform viel schlechter vertragen als der Mensch, fand ich, dass bei vorsichtiger Anwendung des Chloroforms (man braucht ca. 2—4 ccm, um ein Thier in der Grösse eines mässigen Kaninchens 15—20 Minuten in Narcose zu halten) die Gefahr eine sehr geringe ist, dass dagegen der Aether, ebenso wie beim Menschen, sich in vielen Beziehungen als sehr unangenehm erweist. Auf eine Desinfection des Operationsfeldes durch Rasiren und Bürsten musste ich natürlich verzichten, da die Möglichkeit einer Beeinflussung der Haarzwiebel durch diese Behandlung nicht ausgeschlossen erschien. Indessen wurden im übrigen die Vorschriften der Antisepsis befolgt. Die durch die Exstirpation entstandenen Hautwunden wurden vernäht und mit Dermatol oder Jodoform bestreut. Bei dieser Behandlung heilten fast alle Wunden ohne Verband per primam und anscheinend ganz schmerzlos. Einige Schwierigkeiten bietet die Operation nur bei Exstirpation der Tasthaare. Die Bulbi liegen hier nahe an der Schleimhaut. Die Blutung ist ziemlich stark. Da durch die Naht die Oberlippe in die Höhe gezogen wird, so sind die Thiere für die ersten zwei bis drei Tage im Fressen etwas behindert; sehr bald aber gewöhnen sie sich daran. Auch nähert sich die verzerrte Oberlippe allmählich wieder der normalen Form; nach ca. 2 Monaten war sogar von einem Offenstehen des Maules nichts mehr zu bemerken.

Nach Exstirpation der Hautstücke wurden dieselben mit Igelstacheln auf kleine Korkplättchen ausgespannt, um die meist sehr starke Contraction und Umkrempelung zu verhindern. Dies muss sehr schnell geschehen, damit die Objekte möglichst bald in die Fixirungsflüssigkeit kommen. Schon wenige Minuten genügen manchmal, wie ich dies selbst beobachten konnte, um die Mitosen undeutlicher zu machen. Remesow wählte als Fixirungsflüssigkeit Sublimat; ich habe die Zenker'sche Flüssigkeit angewendet. Die Präparate verweilten in derselben 24 Stunden, dann wurden sie ebenso lange in fliessendem Wasser

ausgewaschen, dann gehärtet in steigendem Alkohol mit Zusatz von Jodtinctur, dann Alkohol 96 % ohne Jodzusatz. In diesem kann man die Präparate beliebig lange aufbewahren.

Ganz besondere Schwierigkeiten machte die Einbettung der Präparate. E. Remesow schreibt in seiner Arbeit, er habe ein halbes Jahr gebraucht, um eine passende Methode zu finden. Er ist zu dem Resultat gekommen, dass Celloidin vollständig unbrauchbar sei, für die Paraffineinbettung hat er eine besondere Methode ausgearbeitet. Aus dem Alkohol 96 % kommen die Präparate in

Alcohol absolutus	1—2 Stunden
Anilinöl oder Nelkenöl	24 Stunden
Xylol	24 Stunden
Gesättigte Lösung von Paraffin in Xylol bei 45° Cels.	24 Stunden
Geschmolzenes Paraffin von 55°—56° Cels. Schmelzpunkt	2—3 Stunden

Einbetten in dasselbe Paraffin.

Ich habe diese Methode angewendet, habe sie modificirt, habe alle gebräuchlichen Methoden der Paraffineinbettung versucht, das Resultat war immer das gleiche: die Präparate liessen sich nicht schneiden, obgleich ich die verschiedensten Wärmegrade beim Schneiden angewendet habe. Nach vielen fruchtlosen Versuchen bettete ich in Celloidin ein und zwar mit sofortigem Erfolg. Meine Methode war folgende. Aus dem Alkohol 96 % kommen die Präparate in

Alcohol absolutus	2—3 Stunden
Alcohol absolutus, Aether sulfuricus āā	24 Stunden
Collodium duplex in verschlossenem Glase	ca. 12 Tage.

Dann stellt man die Präparate in mit Collodium duplex gefüllten Schälchen mit nicht fest schliessendem Deckel auf, so dass das Collodium verdunsten kann. Entsprechend der fortschreitenden Verdunstung giesst man Tag für Tag eine Celloidinlösung nach, bis die Präparate schnittfähig geworden sind. Aufbewahrung in Alcohol 70 %. Die Procedur des Abdunstens muss lange dauern, 4—6 Wochen und länger. Gute Präparate erhält man auch mit der Gefriermethode mittelst Oleum Anisi. Indess ist für länger andauernde Arbeiten diese Methode nicht anzurathen, da der Dunst des Aethers und des Anisöls auf die Dauer sehr unangenehm ist. Die Celloidineinbettung hat aller-

dings den Nachtheil, dass man keine sehr feinen Schnitte herstellen kann. Dies ist aber nicht schlimm; die Mitosen sind auch bei etwas dickeren Schnitten — meine Schnitte haben eine Dicke von ca. 0,02 bis 0,025 mm — gut erkennbar.

Als bestes Kernfärbungsmittel habe ich übereinstimmend mit Remesow Alauncarmin gefunden. Mit den verschiedenen Hämatoxylinen habe ich lange nicht so scharfe Bilder erhalten. Die Schnitte wurden erst ausgewässert und dann für 24 Stunden in eine Mischung von concentrirter Alauncarminsolution nach Grenacher (Dr. Grübler, Leipzig) und Aqua destillata zu gleichen Theilen gelegt. Ueberfärbung tritt nicht ein. Dann wird in reichlich Wasser $^1/_2$—1 Stunde — nicht länger — entfärbt. Dann Alcohol 96%, Oleum Origani, Damarlack. Bei dieser Behandlung färben sich die Kerne roth, die Mitosen tief dunkelroth, fast schwarz. Diese auffallende Färbung erleichtert das Auffinden der Mitosen bedeutend.

Bei meinen Untersuchungen benutzte ich als Versuchsthiere Hunde, Kaninchen, Katzen und ein Schwein. Das Schwein verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Hagemann von der Landwirthschaftlichen Academie zu Bonn-Poppelsdorf. Als Schnittstelle wählte ich nach dem Vorgange Remesow's den Rücken, weil dieser vor Berührungen, die neue Reize hinzufügen könnten, am meisten geschützt ist. Die Thiere befanden sich während der Versuche unter denselben Lebensbedingungen wie gewöhnlich, nur wurden sie natürlich separirt und so untergebracht, dass ein Scheuern der geschnittenen Stellen möglichst ausgeschlossen war.

Einige Versuche sind mir misslungen. Legt man nicht sofort nach der Exstirpation ein, so färben sich die Mitosen nicht scharf und sind undeutlich. In der Mauser und in der Schwangerschaft fallen die Haare stark aus; man findet keine Zwiebeln. Ferner ist zu beachten, dass man nicht zu oberflächlich exstirpiren darf, sondern bis auf die Fascie gehen muss, da die Papillen manchmal tief im Fett stecken.

Einen Theil meiner Versuche ordnete ich so an, dass ich die Methode Remesow's anwendete, die er als die günstigste bezeichnet. Ich kürzte also an drei Tagen in Zwischenräumen von je 24 Stunden die Haare an einer bestimmten Stelle des Rückens um je ein Drittel ihrer Gesammtlänge. Am dritten Tage

war also das ganze Haar abgeschnitten. Nach fünf Tagen wurden die Hautstücke exstirpirt. Als Controllpräparate wurden jedesmal die genau symmetrisch liegenden, ganz normal gebliebenen Stellen der anderen Rückenhälfte genommen. Beim Vergleich der Präparate der geschnittenen Seite und der normalen Seite zeigte sich folgendes. Ein Grössenunterschied zwischen den Zwiebeln der geschnittenen und der ungeschnittenen Seite liess sich nicht finden, wohl aber variirten die Bulbi innerhalb eines jeden einzelnen Schnittes sogar bedeutend hinsichtlich ihrer Grösse. Ebenso konnte ich mich nicht davon überzeugen, dass die Zwiebelzellen auf der geschnittenen Seite grösser und saftiger waren, als auf der normalen. Diese Angaben gelten auch für die weiter unten zu beschreibenden Versuche. Was die Mitosen angeht, so ist zu bemerken, dass meine Schnitte, ebenso wie die Remesow's, Längsschnitte sind — soweit sich solche bei dem meist nicht geraden Verlauf der Haare herstellen lassen — und eine Dicke von ca. 0,02—0,025 mm haben. Um möglichst genaue Resultate zu bekommen, war es nothwendig, nur eine bestimmte Parthie der Zwiebel zu untersuchen. Ich habe die Schnitte ausgewählt, auf denen die Bindegewebspapille ganz zu sehen war. Aus einer Reihe von Zählungen wurde dann die Durchschnittszahl der Mitosen für einen solchen Schnitt berechnet. Diese Durchschnittszahl wurde abgerundet; Werthe unter ...,5 wurden abgezogen, von ...,5 ab wurde die nächst höhere Zahl angenommen. Dass man nur durch den Vergleich von Durchschnittszahlen ein richtiges Resultat erhalten kann, geht aus der grossen Differenz der extremen Zahlen hervor. Aus der Tabelle I ergibt sich nun, dass in keinem Falle auf der geschnittenen Seite mehr Mitosen gefunden wurden.

In drei Fällen sind beiderseits gleich viel Mitosen. In zwei Fällen sind mehr Mitosen auf der normalen, als auf der geschnittenen Seite. Die Vergleichung der extremen Zahlen ergibt unter zehn Fällen drei, in denen die Zahl der Mitosen auf der geschnittenen Seite um je eins überwiegt. In den anderen Fällen entspricht die Anordnung der extremen Zahlen den Durchschnittszahlen. Auch lässt sich bei der grossen Differenz zwischen Maximum und Minimum wohl kaum ein Schluss aus diesen drei Fällen ziehen. Die Einzelheiten sind aus der Tabelle zu ersehen.

Tabelle I.

Die Haare wurden in drei Abschnitten bis zur Haut entfernt.

	Thier und Alter	Behandlungsmethode	Gesammtzahl der Mitosen	Zahl der untersuchten Bulbi	Abgerundete Durchschnittszahl	Maximalzahl	Minimalzahl
					für einen Längsschnitt aus der mittleren Partie eines Bulbus		
1.	Hund 3 Jahre	geschn.	142	30	5	12	1
		norm.	135	30	5	11	0
2.	Hund 1 Jahr	geschn.	119	30	4	9	1
		norm.	114	30	4	9	1
3.	Hund 2 Jahre	geschn.	169	30	6	11	0
		norm.	249	30	8	18	3
4.	Katze 3 Monate	geschn.	113	30	4	8	0
		norm.	112	30	4	7	1
5.	Schwein $2^1/_2$ Mon.	geschn.	175	18	10	17	3
		norm.	221	18	12	22	6

Werden die Haare am dritten Tage des Schneidens auch noch rasirt, so müsste dies nach Remesow eine ganz besondere Menge von Mitosen hervorrufen. Ich habe daher auch einen solchen Versuch gemacht und ebenso wie bei den anderen, fünf Tage nach dem Schneiden die Zwiebeln untersucht. Dass das Resultat mit dem der ersten Versuche übereinstimmt, zeigt Tabelle II.

Tabelle II.

	Thier und Alter	Behandlungsmethode	Gesammtzahl der Mitosen	Zahl der untersuchten Bulbi	Abgerundete Durchschnittszahl	Maximalzahl	Minimalzahl
					für einen Längsschnitt aus der mittleren Partie eines Bulbus		
1.	Hund 2 Jahre	geschn. und rasirt	140	23	6	13	2
		norm.	140	23	6	12	2

Die direkte Reizung der Haut war also nicht von Erfolg.

Die nun folgenden auf Tabelle III, IV und V beschriebenen Versuche waren eigentlich die ersten, die ich machte, da ich zunächst die Resultate Remesow's als richtig annahm. Erst durch die Ergebnisse dieser meiner modificirten Versuche wurde ich veranlasst, die Versuche Remesow's nachzuprüfen. Da diese Nachprüfung ganz andere Resultate ergab, als Remesow sie erhalten hatte, so traten diese Versuche in den Vordergrund und ich habe sie daher als die wichtigeren zuerst angeführt und die zeitlich früheren, auf Tabelle III, IV und V dargestellten Versuche erst in zweiter Linie erwähnt, da sie nur insofern einen Werth haben, als sie die Richtigkeit meiner Beobachtungen bei den auf Tabelle I und II beschriebenen Versuchen bestätigen.

Die Resultate Remesow's legten den Gedanken nahe, dass irgend ein Theil des Haares den durch das Schneiden gesetzten Reiz auf die Zwiebel fortpflanze. Wenn ein Theil überhaupt noch dazu geeignet war, so konnte dies am ersten das Mark sein. Liess sich aber eine Fortpflanzung des Reizes durch das Mark nachweisen, so war damit zugleich ein Schritt zur Lösung der Frage gethan, ob das Mark als lebende Substanz anzusehen sei. Da das Mark in den Haaren desselben Thieres meist in derselben Höhe endigt, so war es möglich, das Schneiden so einzurichten, dass das Mark gar nicht oder nur ausnahmsweise getroffen wurde. Verhielt sich dann bei den so behandelten Thieren die geschnittene Seite zur normalen, als wenn sie ganz unberührt geblieben wäre — während sonst die von Remesow beschriebenen Veränderungen auftraten —, so liess dies auf eine Fortleitung des Reizes durch das Mark schliessen. Ich habe also bei einigen Thieren den Versuch so angeordnet, dass ich an drei Tagen hintereinander jedesmal ein Stückchen des oberhalb des Markes liegenden Theiles des Haarschaftes entfernte und dann, wie früher, nach fünf Tagen die Zwiebel untersuchte. Aus Tabelle III ist zu ersehen, dass hier ganz ähnliche Resultate erzielt wurden, wie bei den ersten Versuchen.

Um einen bei den relativ kurzen Körperhaaren eventuell möglichen Hautreiz auszuschliessen und nur das Mark zu reizen, machte ich Versuch 2 in Tabelle IV. Ich wählte ein Thier, bei dem das Mark in den Tasthaaren, die sich für

Tabelle III.

Haare nur oberhalb des Markes geschnitten.

	Thier und Alter	Behandlungsmethode	Gesammtzahl der Mitosen	Zahl der untersuchten Bulbi	Abgerundete Durchschnittszahl	Maximalzahl	Minimalzahl
					für einen Längsschnitt aus der mittleren Partie eines Bulbus		
1.	Hund 3 Jahre	geschn.	142	30	5	9	1
		norm.	160	30	5	14	0
2.	Hund 1 Jahr	geschn.	127	30	4	10	1
		norm.	121	30	4	8	1
3.	Katze 3 Monate	geschn.	102	30	3	7	0
		norm.	122	30	4	10	0
4.	Schwein $2^1/_2$ Mon.	geschn.	225	30	8	13	3
		norm.	261	30	9	14	4

dies Experiment ihrer Länge wegen am besten eigneten, bis zur Haarspitze ging. Diesem Thier entfernte ich nun die obersten Partien — etwa 1—$1^1/_2$ cm — des Haares. Es wurde also das Mark getroffen, ein Hautreiz dagegen war ausgeschlossen. Aber auch dieser Versuch gab keinen Aufschluss: die Anzahl der Mitosen war beiderseits gleich.

Auch an Tasthaaren habe ich ähnliche Versuche, wie die auf Tabelle I und III dargestellten gemacht mit ähnlichem Erfolg (Tabelle IV). Hier findet sich sogar in einem Falle als Durchschnittszahl für die normale Seite 26, während die geschnittene nur 17 aufweist.

In Tabelle V ist ein Versuch durch Zahlen demonstrirt, der die Merkwürdigkeit zeigt, dass die geschnittene Stelle nicht nur weniger Mitosen aufweist, als die symmetrische Controlstelle, sondern dass sogar dicht neben der geschnittenen Stelle mehr Mitosen vorhanden sind, als in der geschnittenen Partie.

Dass in Bezug auf die Grössenverhältnisse etc. der Zwiebeln und der Zwiebelzellen bei keiner Art der Versuchsanordnung ein Unterschied zu constatiren war, habe ich bereits oben erwähnt.

Tabelle IV.

Tasthaare.

	Thier und Alter	Behandlungsmethode	Gesammtzahl der Mitosen	Zahl der untersuchten Bulbi	Abgerundete Durchschnittszahl	Maximalzahl	Minimalzahl
					für einen Längsschnitt aus der mittleren Partie eines Bulbus		
1.	Kaninchen $1^1/_2$ Jahr	nur d. marklosen Spitzen geschn.	199	12	17	24	7
		norm.	310	12	26	38	19
2.	Kaninchen 1 Jahr 2 Mon.	nur d. markhaltigen Spitzen geschn.	89	12	7	15	3
		norm.	85	12	7	12	3
3.	Katze 3 Mon.	ganz geschn.	241	15	16	20	10
		norm.	232	15	15	20	10

Tabelle V.

	Thier und Alter	Behandlungsmethode	Gesammtzahl der Mitosen	Zahl der untersuchten Bulbi	Abgerundete Durchschnittszahl	Maximalzahl	Minimalzahl
					für einen Längsschnitt aus der mittleren Partie eines Bulbus		
1.	Hund 2 Jahre	norm. dicht neben geschn.	217	30	7	14	3
		geschn.	169	30	6	11	0
		norm.	249	30	8	18	3

Aus diesen Versuchen geht also hervor, dass weder durch directe Hautreizung, noch durch Reizung des Haarmarks verbunden mit Hautreiz, noch durch isolirte Reizung des Marks sich Resultate erzielen liessen, wie Remesow sie beschreibt.

Es entsteht nun die Frage, wie der Widerspruch zwischen diesen Angaben und denen Remesow's zu erklären ist. Vielleicht kommt hier der Umstand in Betracht, dass Remesow, wie es scheint, keine eingehenden und vergleichenden Zählungen gemacht hat, also auch keine Durchschnittszahlen angeben konnte. Letzteres scheint mir desshalb von Wichtigkeit zu sein, weil, wie aus meinen Tabellen hervorgeht, die Differenz der extremen Zahlen eine ziemlich beträchtliche ist.

Flemming[1]), der 1884 zuerst die mitotischen Zelltheilungen in den Haarzwiebeln (von alten Meerschweinchen und Kaninchen) nachwies, spricht in seiner Arbeit die Ansicht aus, die Mitosen seien wohl deswegen nicht schon früher gesehen worden, weil die Fixirungs- und Färbungsmethoden der früheren Beobachter unzweckmässig gewesen seien, oder weil die Objecte nicht frisch genug eingelegt worden seien. Nach den Angaben indessen, die Remesow in seiner Arbeit über seine Untersuchungsmethoden macht (s. o.), scheint mir dieser Grund für die Erklärung der Differenz zwischen den Resultaten Remesow's und den meinigen nicht in Betracht zu kommen.

Auffallend ist jedenfalls, dass Flemming in Schnitten (von 1—4 Zellen Dicke) von normalen Haarzwiebeln eine bis sechs und häufig noch mehr Mitosen fand, während Remesow eine relativ sehr geringe Anzahl von Mitosen angibt. Auf seiner Abbildung des Schnittes von einer normalen Haarzwiebel findet sich keine Mitose; auf der Abbildung des Schnittes durch eine Haarzwiebel, die sich in nach Remesow's Ansicht stark gesteigertem Wachsthum befindet, sind acht Mitosen zu sehen[2]).

Wenn ich nun auch die Resultate Remesow's nicht bestätigen kann, so halte ich es doch nicht für unmöglich, resp. noch nicht für bewiesen, dass das Schneiden der Haare keinen

1) Flemming, Zelltheilungen in den Keimschichten des Haares. Monatshefte f. pract. Dermatol. III. Bd. p. 129. 1884.

2) Er fand nur hin und wieder, bei weitem nicht in jeder Zwiebel Mitosen. So viele Mitosen, wie nach gut gelungenen Schnittversuchen, fand er niemals in einer normalen Zwiebel.

fördernden Einfluss auf ihr Wachsthum ausübt, da auch von physiologischer Seite dieselbe Ansicht vertreten wird, die Remesow ausspricht. So hat Berthold[1]) durch Messungen der Haare ein stärkeres Wachsthum nach dem Schneiden beobachtet; Moleschott[2]) erhielt durch Wägungen dasselbe Resultat. Sollten in diesen Arbeiten keine Fehlerquellen enthalten sein und sollten die Resultate Berthold's und Moleschott's von physiologischer Seite weitere Bestätigung erhalten, so wäre der Umstand, dass trotzdem auf beiden Seiten gleichviel Mitosen sich finden, vielleicht so zu erklären. Es findet ein Reiz statt, der das Haar zu stärkerem Wachsthum antreibt; es müssen also in der Zeiteinheit mehr Zellen zu Haarzellen werden. Für diese müssen neue Zellen eintreten; diese entstehen durch mitotische Theilung aus den unteren Zellschichten der Zwiebel. Hierbei tritt in Folge des Reizes nun aber gleichzeitig eine Beschleunigung des mitotischen Vorganges ein. Wenn wir dies annehmen, so ist eine grössere Production von Zellen möglich, ohne dass desshalb in der Zeiteinheit sich mehr Mitosen auffinden lassen als normaler Weise. Freilich lässt sich gegen diese Annahme einwenden, dass sie bis jetzt nicht zu beweisen ist, und dass man bisher für die Zellen derselben Gewebsart eine bestimmte feststehende Zeit für die Dauer einer Mitose angenommen hat, denn man hat aus der Vermehrung der Mitosen stets auf eine grössere Intensität der Zellbildung geschlossen. Dieser Schluss würde nicht mehr ohne Weiteres für alle Fälle angängig sein, wenn eine Beschleunigung des mitotischen Vorganges möglich ist. Einen Beweis für die Richtigkeit der einen oder der anderen Annahme beizubringen, dürfte wohl sehr schwer sein.

Gegen die Annahme einer solchen Beschleunigung des mitotischen Vorganges würden die von mir erhaltenen Zahlen allerdings insofern sprechen, als es sehr merkwürdig wäre, wenn die Beschleunigung gerade in dem Maasse stattgefunden hätte, dass durch dieselbe die grössere Anzahl der Mitosen ausgeglichen worden wäre.

---

1) Berthold in Müller's Archiv 1850, pag. 158.

2) J. Moleschott, Ueber das Wachsthum der Horngebilde des menschlichen Körpers. In: Untersuchungen zur Naturlehre von Jac. Moleschott, Bd. XII, 1881, pag. 187.

Sollte das Schneiden wirklich einen Einfluss ausüben, so wäre dieser, glaube ich, am ersten zu erklären durch eine Reizung der Hautnerven, vielleicht der Vasodilatatoren. So fand Arnstein[1]) an Kaninchenohren starke Hyperämie nach dem Rasiren, die Stunden lang andauerte. Die Hyperämie würde dann bessere Ernährungs- und Wachsthumsverhältnisse der Zwiebelzellen bedingen; die Theilung derselben würde beschleunigt werden und so das Haar stärker wachsen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

Remesow beobachtete in den Zwiebeln von beschnittenen Haaren Erscheinungen gesteigerten Wachsthums: Vergrösserung der Haarzwiebel, Grösser- und Saftigerwerden der Zellen, Auftreten zahlreicher Mitosen. Weder durch gleiche Anordnung der Versuche, noch durch Modificationen derselben habe ich ähnliche Resultate erzielen können.

Es ist daher wahrscheinlich, dass das Schneiden der Haare keinen Einfluss auf das Wachsthum derselben ausübt. Es folgt daraus weiter, dass das Haar nicht fähig ist, einen Reiz weiterzuleiten.

Mit Vergnügen ergreife ich diese Gelegenheit, um Herrn Professor Schiefferdecker meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die mannigfache Anregung und Förderung, die er mir bei meinen anatomischen Studien und speciell bei Anfertigung dieser Arbeit hat zu Theil werden lassen. Ebenso fühle ich mich Herrn Geheimrath Freiherr von la Valette St. George zum grössten Dank verpflichtet, der mir in liebenswürdigster Weise mehrere Semester hindurch einen Platz im Bonner anatomischen Laboratorium zur Verfügung stellte.

---

1) C. Arnstein, Die Nerven der behaarten Haut. Sitzungsber. der Kaiserl. Acad. d. Wissenschaften Math.-naturw. Classe, Bd. 74, 3. Abth., Wien 1877, pag. 203.

Ueber das Fehlen einer Querschichtung in den Kernen der menschlichen Stäbchensehzellen[1]).

Von

W. Flemming,
Prof. in Kiel.

Die Querschichtung der „äusseren Körner" ist bekanntlich von Henle (1864)[2]) entdeckt, und weiter vielfach, so von Ritter[3]), Krause[4]), Schwalbe[5]), Dennissenko[6]) und mir selbst[7]) untersucht worden. Henle, Ritter und Krause allein sind es, so viel ich finden kann, die in Bezug darauf über positive Befunde beim Menschen berichten, von denen alsbald die Rede sein soll.

Ich hatte am eben citirten Orte (1882) den Bau der Stäbchenkerne bei der Katze, dem Kaninchen und Meerschwein geprüft. Ich fand die Querschichtung bei allen diesen Thieren, sowohl am frischen zerzupften Object, als nach Fixirung mit verschiedenen Reagentien und Färbung ganz deutlich ausgesprochen, besonders augenfällig bei der Katze. Die Angabe W. Krause's, dass die Schichten wie kleine Convex- oder Concavlinsen mit ganz regelmässig gestalteten Flächen geformt seien, fand ich nicht

1) Vorläufig mitgetheilt im physiolog. Verein zu Kiel, Sitzung vom 12. Juli 1897, 3. Münchener med. Wochenschrift Nr. 41, 1897, pag. 1153.

2) Göttingische gel. Anzeigen 1864, 1, pag. 119, und ebenda 1864, 2, pag. 305; ferner in Henle's Handbuch d. Anat. Eingeweidelehre 1873.

3) Arch. f. Opthalmologie, Bd. 11, 1865, p. 83.

4) Handbuch der menschl. Anat., allg. Anat. p. 161. Der (bei Schwalbe, s. u., citirte) Aufsatz Krause's: Die membrana fenestrata der Retina, Leipz. 1868, war mir hier nicht zugänglich.

5) Schwalbe, Mikrosk. Anat. der Netzhaut, des Sehnerven und des Glaskörpers, in: Handb. d. Ophthalmol. v. Graefe u. Saemisch, Bd. 1, p. 420—421. — Derselbe: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, 1886, p. 106.

6) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 19.

7) Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung 1882, p. 114—121.

bestätigt; die Flächen sind sehr vielfach uneben und es gehen sogar hie und da brückenartige kleine Fortsätze von einer zur anderen Schicht hinüber, wie dort beschrieben ist. Die Querschichten sind stark färbbar; es handelt sich eben einfach darum, dass die chromatinhaltige Substanz im Kern in zwei bis drei dichte Schichten zusammengedrängt liegt. Die Meinung Dennissenko's, nach der die Querstreifen nicht ganz durch die Kerne hindurchreichen und sogar nur einseitig liegen sollen, trifft nach meinen Untersuchungungen nicht zu. Für Näheres hierüber verweise ich auf meine dort gegebenen Abbildungen und den Text. Die Existenz von Nucleolen, die ich damals gleichfalls beschrieb, ist ganz sicher und ich habe sie seitdem mehrfach, unter Anwendung von Osmiumsäure, bestätigen können. Sie ist übrigens schon früher von W. Krause[1]) angegeben.

Die Vermuthung Max Schultze's[2]), dass die Querschichtung der Stäbchenkerne lediglich eine Leichenerscheinung sei, ist nach meiner Untersuchung an ganz frischen Retinen gewiss nicht aufrecht zu erhalten.

Schon Max Schultze hatte an diesen Stellen gesagt und Schwalbe[3]) hatte es bestätigt, dass die Querschichtung auf die Stäbchenkerne der Säugethiere beschränkt, bei Amphibien, Reptilien, Vögeln nichts davon zu sehen sei. Ich habe es (a. a. O.) bei Amphibien ganz ebenso gefunden, und mir ist auch seitdem keine Angabe bekannt geworden, die dem widerspräche. Uebrigens hat schon Ritter (a. a. O. p. 98) nach Untersuchung bei verschiedenen Vögeln und vielen Fischen es wahrscheinlich gefunden, dass die Erscheinung nur bei Säugethieren vorkommt.

Der menschlichen Retina aber schreibt Schwalbe an der erwähnten Stelle die Querschichtung zu und ebenso thun es andere neuere Schriftsteller. Da aber hierbei keine eigenen Befunde angeführt werden, so möchte ich annehmen, dass diese Autoren sich dabei auf diejenigen von Henle, Ritter und Krause bezogen und verlassen haben[4]).

1) Allgem. Anatomie 1876, p. 161; gleichfalls nach Osmiumpräparaten.

2) Die Retina. Stricker's Handbuch der Gewebelehre, p. 955; vergl. auch Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2, p. 219.

3) Mikrosk. Anatomie der Netzhaut etc. in: Graefe u. Saemisch' Handb. d. Ophthalm., p. 421.

4) Denn die Stelle bei Schwalbe (Mikrosk. Anat. des Seh-

Ich habe seit jenen meinen Arbeiten gesucht, mir für diesen und andere Zwecke ganz frische menschliche Bulbi zu verschaffen und die Retina sofort zu fixiren, und habe durch die Güte meines Collegen Völckers, sowie von anderen Seiten nach und nach eine ziemliche Anzahl solcher erhalten. Meistens habe ich die Retina so fixirt, dass am hinteren Theil des Bulbus ein Scleragürtel möglichst rasch abpräparirt wurde, was bei einiger Uebung in wenigen Minuten gelingt, und dann das ganze Auge in Chromosmiumessigsäure, Osmiumsäure, Alkohol oder $^1/_4$procentige Chromsäure geworfen wurde. Von ganz frischen Augen habe ich in solcher Weise drei mit Chromosmiumessigsäure, zwei mit Osmiumsäure, drei mit Alkohol und eins mit Chromsäure fixirt, ausserdem mehrere längere Zeit post mortem. Bei all diesen Augen habe ich nun, nach Einbettung, Schnitt und Färbung in verschiedener Weise [1]), niemals eine Spur von Querschichtung an den Stäbchenzellenkernen der Retina zu Gesicht bekommen. An den Präparaten aus Osmiumgemisch zeigen diese Kerne scharfausgesprochene, gut färbbare chromatische Gerüste. Die Osmiumsäurepräparate gewähren entweder, nur etwas undeutlicher und verwaschener, dasselbe Bild, oder die Stäbchenkerne sehen daran homogen aus und zeigen sehr blasse Nucleolen, was also der gewöhnlichen Osmiumsäurewirkung auf Zellkerne entspricht [2]). An den Alkohol- und Chromsäurepräparaten sind die leicht geschrumpften Stäbchenkerne, bei Hämatein- oder Carminfärbung, entweder gleichfalls netzig, oder sehen fast homogen aus; von irgendwelcher Schichtung aber ist auch in ihnen durchaus nichts zu entdecken.

Dies muss um so mehr Wunder nehmen, als nach meinen bisherigen Erfahrungen die gleichen Behandlungen bei anderen Thieren die schönsten Bilder von Querschichtung der Stäbchenkerne

---

nerven etc. p. 420), nach welcher er die Querstreifung an ganz frischen Präparaten deutlich wahrgenommen hat, kann sich wohl auf Thieraugen beziehen.

1) Meistens Stückfärbung mit Hämatein oder Alauncarmin, Paraffin; ausserdem Saffranin- und Carminfärbungen an Celloidinpräparaten.

2) Bei diesen Kernen giebt die Osmiumsäure nur dann, wenn sie kurz oder mehr verdünnt wirkt, das Resultat, dass der Kern klar aussieht und Nucleolen zeigt (vergl. oben); bei stärkerer oder längerer Wirkung wird er, wenigstens häufig, netzig.

liefert: bei Schnitten von Katzenretinen z. B., die mit Chromosmiumessigsäure fixirt und mit Safranin gefärbt sind, ist solche schon bei mittelstarker Vergrösserung auf den ersten Blick deutlich.

Es ist mir in Bezug auf dieses Fehlen der Querschichtung beim Menschen nichts Anderes bekannt, als eine kurze Bemerkung Dogiel's vom Jahre 1884[1]), welche lautet: „An Präparaten (der menschlichen Retina), die mit Müller'scher Lösung, Alkohol, Chrom- oder Osmiumsäure behandelt wurden, erscheinen die Kerne (der Stäbchensehzellen) stets granulirt, ohne jede Spur von Querstreifen, wie sie Henle zuerst beschrieb." Ich mag jedoch vielleicht in der grossen Literatur der Retina andere hierher gehörige Angaben übersehen haben.

Es konnte nun noch die Frage sein, ob vielleicht beim Menschen der Querbau der Kerne zwar intra vitam vorhanden ist, aber hier post mortem sich besonders leicht verwischt. Dieser Gedanke kann dadurch angeregt werden, dass die vorher erwähnten, älteren Literaturangaben über Querschichtung der menschlichen Stäbchenkerne sich fast durchweg auf die frische Retina beziehen[2]).

Ich habe also, obwohl ich über die oben mitgetheilten Erfahrungen schon seit längeren Jahren verfüge, über diese Sache nichts mittheilen wollen, ehe ich unmittelbar überlebende menschliche Retinen darauf untersucht hatte; so bedauerlich es war, die Bulbi bloss für diesen Zweck zu opfern. Im letzten Juli erhielt ich von Herrn Collegen Völkers ein Auge eines 10jährigen Kindes, wegen retrobulbären Tumors enucleirt, der Bulbus intact, $^1/_4$ Stunde nach der Operation. Der Bulbus wurde sofort angeschnitten und ein Stück Retina, in Humor vitreus rasch zerzupft, betrachtet. Das Gewebe war so frisch, dass in der Retina anfangs die Structurtheile kaum zu erkennen waren und erst allmählich deutlicher wurden. In den Stäbchenkernen traten zuerst, sehr blass, aber erkennbar, die Nucleoli auf, dann

1) Ueber die Retina des Menschen. Internationale Monatsschr. f. Anat. und Histol., 1884, Bd. 1, p. 172.

2) Henle, am erst cit. Orte p. 121; Ritter, a. a. O., p. 91 u. 93. Letzterer sagt dort, dass die Querstreifen einige Stunden nach dem Tode verschwinden, sich aber in Kalibichromat einige Tage, in Alkohol sehr gut und lange erhalten.

trübte sich rasch der ganze Kern mit einer durchgehenden matten Granulirung, die ohne Zweifel den durch Reagentien und Färbung deutlich zu machenden Kerngerüsten entsprach; irgend ein Uebergangsstadium, welches auch nur Spuren einer Querschichtung gezeigt hätte, war nicht zu sehen.

Einen anderen Bulbus erhielt ich im November d. J. etwa $^1/_2$ Stunde post mortem; er gehörte einem 31 jährigen Manne an. An dem sofort entnommenen Retina-Zupfpräparat zeigte sich das Gleiche wie im vorigen Fall: nachdem etwa $^1/_2$ Minute nach Eindeckung des Präparats die Stäbchenkerne kaum zu erkennen waren, wurden sie scheinbar granulirt, d. h. netzig; nur das kurze Uebergangsstadium, in dem man im vorigen Fall bloss die Nucleolen sah, konnte ich hier nicht beobachten. Von einer Querschichtung war auch hier durchaus nichts zu erkennen [1]).

Hiernach glaube ich mich berechtigt, meine Ergebnisse mitzutheilen. Sie stehen in Widerspruch mit den Angaben Ritter's und denen Krause's; etwas weniger mit denen des Entdeckers dieser Structur, Henle's, denn dieser äussert sich darüber in Bezug auf die menschliche Retina sehr vorsichtig. Er scheint zwar nicht daran zu zweifeln, dass die Querschichtung auch dieser zukommt [2]), er sagt aber an einer früheren Stelle [3]), dass er an der grossen Mehrzahl der menschlichen Stäbchenkerne (einige Stunden post mortem) nichts davon habe sehen können, nur hätten sich allerdings „einzelne gefunden, die in gewissen Lagen dieselben Querstreifen zeigten, wie die Aussenkörner der Säugethiere"; und er bezieht sich an der oben citirten Stelle in der Eingeweidelehre, welche die Querschichtung schildert, so viel ich sehen kann, auch nicht speciell auf eigene Beobachtungen an der menschlichen Retina.

Die Mittheilungen Ritter's und Krause's dagegen lauten allerdings ganz positiv. Ersterer sagt, dass er die Querschichtung genauer beim Lamm, beim Kalb und beim Menschen

1) Die Beobachtung wurde im ersten Falle mit einer sehr guten Wasserimmersion 9 von Hartnack, im zweiten mit Zeiss Apochrom. 2 mm 1,40 gemacht.

2) Siehe die Darstellung in Henle's Eingeweidelehre, 1873, p. 676—678.

3) S. am zweiteit. Ort im Anfang dieses Aufsatzes, p. 307.

untersucht, und unter anderen auch am Auge eines Kindes deutlich gefunden habe, das einige Tage in Alkohol gelegen hatte. Einige Zeit nach dem Tode soll nach ihm die Querschichtung verschwinden; in verdünnter Chromkalilösung sich einige Tage, in Alkohol, besonders halbverdünntem, gut und lange erhalten. Ritter ist der Meinung, dass bei einer Erhärtung, die sich zu guten Querschnitten der Retina eignet, die Querschichtung nicht zu sehen sei, dagegen bei einer geringeren Erhärtung, welche keine Schnitte gestatte, sich sehr gut präsentire. Ersteres ist aber offenbar nicht richtig, denn ich habe ja oben gesagt, dass sie bei Thierretinen, die in ganz frischem Zustand gut fixirt sind, vortrefflich zu sehen ist. — Die Arbeit Ritter's ist schon älteren Datums (1865), und es könnte gegen sie etwas misstrauisch machen, dass der Verfasser darin auf das Entschiedenste behauptet, die „äusseren Körner" seien keine Zellkerne. Doch waren die Mikroskope ja damals schon so leistungsfähig, dass eine vollständige Täuschung in Bezug auf den Bau der menschlichen Sehzellenkerne schwer begreiflich erscheinen würde.

In W. Krause's „Allgemeiner Anatomie" ist auf S. 191, wo die Querschichtung beschrieben wird, zwar nicht speciell von der menschlichen Netzhaut die Rede, man muss aber annehmen, dass der Verfasser die Erscheinung auch dieser zuschreibt, da er kurz zuvor (p. 156) in Fig. A gre ein geschichtetes Stäbchenkorn vom Menschen, $^1/_4$ Stunde p. mortem in Glaskörperflüssigkeit isolirt, und daneben einen menschlichen Zapfen mit geschichtetem Kern zeichnet. Krause schrieb nämlich auch den Zapfenkernen die Querschichtung zu, was aber von Niemand bestätigt worden ist.

Beiden Autoren gegenüber kann ich also in den menschlichen Stäbchenkernen weder frisch, noch nach verschiedenartiger Conservirung etwas von Querschichtung finden. Es ist ohne Zweifel sehr merkwürdig, dass sie hier zu fehlen scheint, da sie in den gleichen Kernen bei so vielen Säugethieren ohne Zweifel zu finden ist. Freilich sind auch noch lange nicht alle Säugethiere darauf untersucht[1]). Dass sie für das Sehen über-

1) Gefunden ist die Querschichtung meines Wissens: bei Katze, Kaninchen, Meerschwein, Wiederkäuern und Pferd.

haupt keine wesentlichere Bedeutung haben kann, geht wohl schon aus ihrem Fehlen bei den anderen Wirbelthierklassen hervor.

Wenn ich im Obigen meine negativen Befunde festgestellt habe, bin ich doch weit von der Behauptung entfernt, dass etwas, weil ich es nicht habe finden können, nicht existiren könnte. Sollte irgend Jemand meiner Herren Fachgenossen Präparate besitzen, die an menschlichen Stäbchenzellenkernen etwas von Querschichtung zeigen, so möchte ich anregen, dass dieselben auf dem nächsten, hier im April n. J. stattfindenden Anatomencongress zur Demonstration gebracht werden mögen.

Kiel, 18. November 1897.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut der Berliner Universität.)

Beiträge zur Kenntniss der Milchsecretion[1]).

Von

L. Michaelis, Dr. med.

Hierzu Tafel XX und XXI.

Historische Einleitung.

Die Anschauungen, welche vor Begründung der Zellentheorie über den Bau der Milchdrüse herrschten, finden wir zusammengestellt in Joh. Müller's berühmtem Werke: de glandularum secernentium structura penitiori (1). Es wird hier mitgetheilt, dass Mascagni und Cruikshank durch Quecksilberinjectionen zuerst festgestellt haben, dass die Drüsengänge der Milchdrüsen blind endigen. Joh. Müller selber bildet die ausführenden Gänge und ihre alveolären Ausbuchtungen auf's Deutlichste ab. Die Frage, wie in diesen Gängen die Milch bereitet werde, wirft er gar nicht auf, obwohl die mikroskopische Zusammensetzung der Milch — wenigstens das Vorhandensein der Milchkügelchen — längst bekannt war; Leeuwenhoek hatte sie schon im Jahre 1744 gesehen.

Die ersten genaueren Angaben über die Herkunft der Milch hat Langer (13) gemacht. Er sah in den Alveolen freie Kerne liegen mit grösseren oder kleineren, den Kernkörperchen ähnlichen Gebilden im Innern, welche er für Fett hielt. Durch Verfettung und Zerfall dieser Kerne liess er die Milch entstehen. Reinhardt (11), der Ausführliches über die Bildung der Colostrumkörper mittheilt, war zu keinem positiven Resultat über die Bildung der Milch gekommen, nur so viel stellte er fest, dass die Milchkügelchen nicht durch Zerfall der Colostrumkörper-

1) Vorliegende Abhandlung wurde bei der medicinischen Facultät der Berliner Universität zur Beantwortung einer von ihr gestellten Preisaufgabe eingereicht und mit dem vollen Preis gekrönt.

chen entstehen, sondern nach Ausstossung der letzteren aus den Drüsenbläschen vom Epithel secernirt werden. Ebenso wenig klar meint Kölliker 1854 (14), dass „die Milchsecretion auf einer Bildung von Flüssigkeit und von fetthaltigen Zellen in den Drüsenbläschen beruhe". Anders dagegen Virchow (15). Er fasst die Bildung der Milch als ein physiologisches Vorbild für die fettige Degeneration auf: in den Epithelzellen der Milchdrüse entstehen Fetttropfen, die Zelle selber geht durch Nekrobiose zu Grunde, die Fetttropfen werden frei und stellen die Milchkügelchen dar. Im Anfang der Lactation geht dieser Process noch nicht immer regelmässig vor sich, sondern es lösen sich verfettete Zellen vom Epithel ab, behalten ihre Continuität und stellen die Colostrumkörper dar. Die Milchkügelchen sind also Zerfallsproducte der Epithelzellen. Die Voraussetzung für eine derartige Annahme ist, dass das Epithel der Milchdrüse mehrschichtig sei, wie in der Talgdrüse. Und in der That stellt Virchow die Secretion des Talges auf gleiche Stufe mit der der Milch. Die der Membrana propria unmittelbar anliegende Zellschicht ist die Matrix für die mehr nach dem Lumen zu gelegenen, allmählich der Verfettung entgegen gehenden Zellen. Mit dem Nachweis, dass das Epithel der Milchdrüse einschichtig ist, fällt auch die Virchow'sche Theorie der Milchbildung (nicht jedoch der Talgbildung). Dieser Nachweis konnte aber erst später, mit Vervollkommnung der histologischen Untersuchungsmethoden geführt werden, und wenn auch noch lange Zeit über die Einschichtigkeit des Epithels gestritten wurde, — ein einziger 5 μ dicker Mikrotomschnitt beweist sie ohne Weiteres. Die Virchow'sche Theorie hat sich sehr lange behauptet, man findet sie noch in neueren Lehrbüchern der Anatomie und Geburtshülfe; sie konnte nicht verdrängt werden durch mehrere abweichende Resultate anderer Forscher.

Im Jahre 1866 machte Stricker (16) die bedeutsame Beobachtung, dass die Colostrumkörperchen, auf Körpertemperatur erwärmt, amöboid beweglich sind und dass sie im Stande seien, ihre Fetttropfen auszustossen. Er nahm deshalb an, dass überhaupt die Milchkügelchen von Colostrumkörperchen ausgestossen würden; die letzteren hielt er für Epithelzellen der Milchdrüse oder abgelöste Theile von solchen. Die wesentliche Abweichung von der Virchow'schen Lehre ist also das Ableugnen einer

fettigen Degeneration der Zellen; denn er schreibt den mit Fett beladenen Colostrumkörpern noch active Beweglichkeit zu.

Die nächsten Untersucher der Milchdrüse, Kehrer und Langer, erkannten die Einschichtigkeit des Epithels. Kehrer (17) fand im Lumen der Alveolen körnige Gerinnsel, in denen Fettkügelchen und Kerne suspendirt waren. Er hielt den Inhalt des Lumens für ein Zerfallsproduct der Drüsenzellen. Trotz der Einschichtigkeit soll doch eine Nekrobiose der Zellen eintreten.

Langer (18) schloss ein Zugrundegehen der Epithelzellen bei der Lactation nicht geradezu aus, neigte aber mehr der Ansicht zu, dass die Milch ein wirkliches Secret der Epithelzellen sei. Er fand oft in den Epithelzellen grosse Fetttropfen liegen und äussert sich über diesen Befund folgendermaassen: „Offenbar bersten die ausgedehnten Epithelzellen und lassen den Fetttropfen austreten. Fraglich ist, ob die Epithelzelle dabei zu Grunde geht und gleich durch eine andere ersetzt wird, oder wiederholt mehrere Milchkügelchen zu produciren im Stande ist. Letzteres dürfte das Richtige sein.“ Zum ersten Mal wird hier die Vermuthung ausgesprochen, dass die Milchbildung nicht ein passiver, mit dem Tode verbundener Vorgang in der Epithelzelle sei, sondern auf einer activen, productiven Thätigkeit des Epithels beruhe. Zu einem ähnlichen Resultat kam Schmidt (20) in einer Dissertation. Nach ihm ist eine Epithelzelle im Stande, eine Zeit lang fortwährend neues Fett zu produciren, schliesslich aber geht sie doch durch Nekrobiose zu Grunde und wird durch eine neue ersetzt.

Die Virchow'sche Lehre war so bedeutend modificirt worden. Da entstand durch Rauber eine ganz neue Theorie, welche den Epithelzellen überhaupt jeden Antheil an der Milchbildung absprach; gleichzeitig wurde von Partsch und Heidenhain die Lehre von der activen Betheiligung des Epithels weiter ausgebildet, ja man kann sagen, überhaupt zum ersten Male in aller Schärfe ausgesprochen. Diese beiden Theorieen stehen sich diametral gegenüber und verdienen eine eingehendere Besprechung.

Rauber (24, 25), dessen Idee schon vorher einmal von Winkler (19) ausgesprochen wurde, nahm an, dass Lymphkörperchen durch das Epithel hindurchwanderten, zu Fett zerfielen und die Milch lieferten. Er beschrieb zuerst, dass beim

Meerschweinchen in der secernirenden Milchdrüse das Bindegewebe mit Lymphzellen infiltrirt sei, dass man die Lymphkörperchen zwischen den Epithelzellen finde, und dass ebenso Lymphkörperchen in grosser Anzahl in den Endbläschen der Drüse vorhanden seien, theils unverändert, theils mit geschwollenem Zellkörper, erst mit feineren, dann mit gröberen Fetttropfen, dass sie schliesslich zerfallen und die Milch darstellen.

Eine Stütze erhielt die Rauber'sche Lehre noch dadurch, dass Bonnet (29) der Uterinmilch der Wiederkäuer eine ganz ähnliche Entstehung zuschrieb. Aber Bonnet fand auch in den Epithelzellen der Uterusschleimhaut Fetttropfen, unabhängig von den Leukocyten, und ohne dass die Zellen Zeichen des Zerfalls zeigten. Er nahm an, dass dieses Fett von den Epithelzellen aus dem Blutplasma niedergeschlagen sei. Das Fett der Uterinmilch hat also nach Bonnet einen doppelten Ursprung, durch Secretion vom Epithel und durch Degeneration der Leukocyten.

Im Gegensatz zu Rauber's Lehre steht die von Partsch (26) und Heidenhain (31) begründete. Sie leugnet gänzlich die Betheiligung der Leukocyten bei der Milchbildung und stellt die Milch als ein echtes Secret der Epithelzelle dar. Die Epithelzellen machen während ihrer Thätigkeit Formveränderungen durch; sie wachsen zu sehr hohen Cylinderzellen aus, deren kuppenförmig abgerundete Enden weit in das Lumen der Alveolen vorspringen. „Bei der Secretion wird der vordere Theil der Zelle sammt dem in ihm enthaltenen Fett abgestossen. Die zerfallende Substanz der Zelle löst sich in der Milch, die Fetttropfen werden frei; oft hängt ihnen noch auf einer Seite ein Stück des Zellenleibes kappenartig an, das aber allmählich auch gelöst wird. Sind in dem sich abstossenden Theile der Zelle Kerne, so gehen auch diese in das Secret über. Man findet sie nicht selten in dem Alveolarinhalt, dagegen sehr selten in der entleerten Milch. Daraus folgt, dass auch sie allmählich zerfallen — eine Erklärung für den Nucleingehalt der Milch." Der Ersatz der verlorenen Kerne findet nicht auf mitotischem Wege statt; beobachtet hat er aber auch directe Theilungen der Kerne nicht. Dem Einwande, dass die verschiedene Höhe der Epithelzellen vom Füllungsgrade der Alveolen abhängig sei — wie das Epithel der Harn-

blase von ihrer Füllung — beugt er durch die Angabe vor, er habe ebenso gut enge, wie ausgedehnte Alveolen mit hohen, und andererseits auch mit flachen Epithelzellen gesehen.

Genauer beschäftigt hat sich mit dem Zerfall der Kerne Nissen (33) unter Heidenhain's Leitung. Er beschreibt die Veränderungen, welche die in's Secret übergehenden Kerne bis zu ihrem Zerfall durchmachen und findet, dass sie mit der gleichzeitig von Flemming (41) für die Kerne der atretischen Graaf'schen Follikel beschriebenen „Chromatolyse" identisch sei. Sie besteht im Wesentlichen darin, dass sich das gesammte Chromatin des Kernes in Form von mehreren stärker färbbaren Klümpchen an der Peripherie des Kernes gruppirt und dann aus einander fällt. Betreffs des Ersatzes dieser Kerne bemerkt er, dass er in Hunderten von Präparaten keine einzige Mitose habe sehen können.

Gerade dieser Umstand ist es, welcher Bizzozero und Vassale (32) bestimmen, den Zerfall von Kernen während der Lactation überhaupt abzuleugnen. Auch sie beschreiben die hohen, kuppelartig in das Lumen hineinragenden Epithelzellen, meinen aber, dass die Höhe des Epithels nur von dem Druck des in den Alveolen befindlichen Secretes abhängig sei. „Die Kügelchen, welche Nissen als Kernfragmente deutet, sind Kügelchen, welche im Protoplasma auftreten und etwas chromatische Substanz aufnehmen. [Eine Analogie mit den Nebenkernen des Panereas?][1]). Jedenfalls wird der Kern nicht zerstört."

Etwas in Widerspruch mit der Heidenhain'schen Lehre steht Coën (34), denn bei ihm taucht die Lehre von der Mehrschichtigkeit des Epithels wieder in Wort und Bild auf. Er scheint mit zu dicken Schnitten gearbeitet zu haben. Im Secret fand er auch freie „zum Theil verfettete" Kerne.

Kadkin (35), dessen Arbeit mir nur im Referat zugänglich war, nimmt einen Degenerationsprocess der Epithelzellen an, welcher auf einer Bildung von „Gerinnseln" (?) im Protoplasma und einem Zerfall der Kerne beruhe. Den Leukocyten spricht

1) Diese Analogie fällt übrigens fort, wenn man mit Ogata annimmt, dass die Nebenkerne des Pancreas ausgewanderte Nucleolen sind.

er eine Bedeutung an der Bildung der von Colostrumkörpern freien Milch ab.

Frommel (36) unterscheidet bei der Lactation die Bildung der Fetttropfen und den Zerfall der Kerne. Das Fett entsteht nach ihm durch eine Umwandlung des Protoplasma der Drüsenzellen; dieser Vorgang findet schon in beträchtlichem Maasse vor der Niederkunft statt; während der Lactationsperiode wird dieses schon gebildete Fett allmählich ausgestossen und immer neues gebildet. Auch er beschreibt die hohen, hügelartigen Epithelzellen und nimmt einen Kernzerfall an. Wie die Kerne ersetzt werden, darüber ist er in einiger Verlegenheit; „wie diese Kerntheilung vor sich geht, ist bisher völlig dunkel; weder anderen Forschern noch mir ist es jemals gelungen, die üblichen Kerntheilungsfiguren in den Epithelien der Milchdrüse nachzuweisen".

Auch Steinhaus (37) sah beim Meerschweinchen während der Lactation die eigenthümlichen, hohen Epithelzellen und den Kernzerfall. Er glaubt eine Erklärung für den Nachwuchs der zerfallenden Kerne gefunden zu haben. Nach ihm finden vor wie auch während der Lactationsperiode Mitosen statt; vor dieser Periode steht die Längsachse der Kernspindel tangential zum Alveolus, und es entstehen zwei neben einander liegende Kerne bezw. Zellen. Hierdurch wird die Zahl der Epithelzellen vermehrt. Während der Lactation aber beschreibt er Mitosen, deren Längsachse radiär steht. Durch sie sollen zwei Kerne entstehen, welche in einer Zelle hinter einander liegen und zu keiner Zelltheilung führen. Der vordere der beiden Kerne wird in's Lumen ausgestossen und zerfällt. Im Uebrigen hat Steinhaus das Verhalten der Altmann'schen Granula in den verschiedenen Stadien der Lactation studirt; er fand sie kugelförmig während des Ruhestadiums, zu längeren Fäden „ausgewachsen" oder spirillenförmig während der Thätigkeit der Drüse. Bezüglich der Fettbildung neigt er der Ansicht zu, dass das Fett durch eine directe Verfettung der Altmann'schen Granula entstünde; wer nun die Existenz der Altmann'schen Granula in der lebenden Zelle für durchaus unbewiesen hält, wird ihm natürlich hierin nicht beipflichten können. Aber auch die Kerne lässt er sich direct verfetten.

Allen den zuletzt genannten Autoren, von Partsch an,

steht Benda (38) gegenüber. Er leugnet überhaupt jeden Kernzerfall. Kerne im Secret hält er für zufällig, auch fand er niemals Chromatolysen, ebenso wenig aber Leukocyten, ausgenommen zu Anfang und zu Ende der Lactationsperiode (nur bei einer im Puerperium verstorbenen Frau fand er sie). Jede Gestaltsveränderung der Epithelzellen, mit Ausnahme einer geringen Abflachung oder Erhöhung, hält er für postmortale Erscheinungen. Und auch dieses Platter- oder Höherwerden der Epithelzellen ist, wie er durch einen Versuch gezeigt zu haben glaubt, nur von dem Füllungsgrade der Alveolen abhängig. Eine eigenthümliche Anschauung hat er in Bezug auf die Einschichtigkeit des Epithels. In früheren Entwickelungszuständen sei das Epithel deutlich zweischichtig; die äussere Schicht bilde späterhin jene platten Zellen, welche nach anderen Autoren ausserhalb der Membrana propria liegen und den Heidenhain'schen „Korbzellen" der Speicheldrüsen entsprechen; nur die innere Schicht sei die secernirende.

Ganz neuerdings hat Szabó (40) angegeben, dass die Anordnung der Nucleolen im Kern während der Lactation in charakteristischer Weise verändert sei gegen die während der Ruhe. Wie ich vorweg bemerken will, hat sich in der That bestätigt, dass ein durch seine Grösse hervortretendes, mitten im Kern (d. h. nicht wandständig) gelegenes Kernkörperchen nur während der Lactationsperiode erscheint. Szabó zeichnet auch freie Kerne im Secret.

Wenn man aus den neueren Arbeiten ein Résumé zieht, so ergeben sich von den wichtigeren Punkten folgende als sicher gestellt:

1. Das secernirende Epithel der Milchdrüse ist einschichtig. Während der Lactation finden keine oder verschwindend wenige Mitosen statt.

(Nur Steinhaus hat sie in grösserer Zahl beobachtet.)

2. Die Fetttropfen werden in den Epithelzellen gebildet und in das Lumen der Alveolen hinein ausgestossen.

Die noch zweifelhaften Punkte, um deren Entscheidung es sich jetzt handelt, möchte ich in folgenden Fragen formuliren:

1. Ist die Formveränderung der Epithelzellen von der Secretionsthätigkeit abhängig oder ist sie mechanisch durch den Füllungszustand des Alveolus bedingt?

2. Findet ein Zerfall von Epithelkernen statt, und, wenn das der Fall ist, auf welche Weise werden diese Kerne ersetzt?

3. Welchen Antheil an der Milchbildung haben die Leukocyten?

4. Ist das in der Epithelzelle auftretende Fett ein Degenerationsproduct oder Secretionsproduct der Zelle?

Material und Methode.

Ich habe die Milchdrüse des Meerschweinchens, der Maus und der Kuh untersucht, am Genauesten, an 9 verschiedenen Thieren, die des Meerschweinchens. Die Thiere wurden, um eine etwaige Reizung der Drüse zu vermeiden, nicht vergiftet, sondern stets durch den Halsschnitt getötet und das Material sofort eingelegt. Als Fixationsmittel benutzte ich vor allem die concentrirte Sublimatlösung und das Hermann'sche Gemisch von Platinchlorid, Osmiumsäure und Essigsäure. Daneben wandte ich zur Kontrolle Pikrinsäure-Sublimat-Essigsäure (conc. Lösungen 1 : 1 : 0,02 : 2 Wasser), und das Flemming'sche Chrom-Osmiumgemisch an. Um die Resultate von Steinhaus nachzuprüfen, benutzte ich auch die Altmann'sche Flüssigkeit. Das Sublimat wandte ich an, um die Farbenreactionen der Gewebselemente zu erhalten; da bei seiner Anwendung das Fett bei den zur Einbettung nothwendigen Proceduren gelöst wird, so brauchte ich als Ergänzung die Osmiumgemische. Von den Färbemitteln leistet auch hier das Böhmer'sche Hämatoxylin im Verein mit den sauren Anilinfarben (Orange, Eosin) die besten Dienste. Doch habe ich daneben noch viele andere Färbemethoden angewandt. Uebrigens hat das Protoplasma der secernirenden Drüse eine ziemlich grosse Neigung, sich mit Hämatoxylin zu färben, so dass man es, wenn man eine Gegenfärbung nachher anwenden will, möglichst schwach einwirken lassen muss. Nach den Osmiumgemischen färbte ich besonders mit Safranin und mit dem Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinlack.

Neben den fixirten Schnitten habe ich aber auch die Untersuchung des frischen Materials nicht versäumt, obwohl gerade die secernirende Milchdrüse zu den schwierigsten Objekten für die frische Untersuchung gehört, weil die Alveolen mit Milch-

kügelchen vollgestopft sind, welche sich kaum abspülen lassen. Die Schnitteonsistenz der frischen Milchdrüse ist nicht gar so schlecht; und nur an frischen Präparaten ist es möglich, mit Sicherheit die Membrana propria der Alveolen zu erkennen, dagegen sieht man von der Form der Epithelzellen nur hin und wieder etwas, in einigermaassen leeren Alveolen und in grösseren Milchgängen. Es ist kein Wunder, dass bei dieser Untersuchungsmethode die Einschichtigkeit des Epithels auch an den dünnsten Schnitten nicht erkannt wurde.

Der gröbere Bau der Milchdrüse.

Heidenhain schildert (31) den Bau der Milchdrüse folgendermaassen: „Nicht ganz mit Recht wird die Milchdrüse in der Regel schlechthin zu den acinösen Drüsen gestellt. Denn das Verhältniss ihrer secernirenden Endräume zu den Gängen ist ein anderes als z. B. das Verhältniss der Acini der Speicheldrüsen zu den ableitenden Wegen. Die Alveolen der Milchdrüse bilden laterale und terminale Ausbuchtungen der Gänge, welche sich weder im Durchmesser, noch durch ihr Epithel wesentlich von den Gängen unterscheiden, in welche sie übergehen. Die Anordnung hat eine gewisse Aehnlichkeit mit der Lagerung der Lungenalveolen; hier wie dort werden die benachbarten Alveolen durch dünne, beiderseits mit Epithel bekleidete Septen von einander geschieden und münden in grössere Hohlräume ein, welche sich in die (Luft-, resp. Milch-) Gänge fortsetzen.“ In der That hat ein Schnitt durch die Milchdrüse während des Höhepunktes der Lactation ungemeine Aehnlichkeit mit einem Schnitt durch die Lunge; anders dagegen die Drüse vor und nach der Lactationsperiode. Die Aehnlichkeit wird durch die Weite der Alveolen und das spärliche Vorhandensein von interstitiellem Bindegewebe hervorgerufen. Die Drüse während der Gravidität, ebenso die involvirte Drüse nach vollendetem Säugegeschäft dagegen hat grössere Mengen interalveolären Gewebes und dem entsprechend viel engere Alveolen.

Besonders möchte ich noch einmal hervorheben, dass das Epithel der kleineren Milchgänge sich in nichts von dem der Alveolen unterscheidet, und dass an beiden während der Secretion dieselben Veränderungen vor sich gehen.

Der feinere Bau der Milchdrüse und die Secretion der Milch.

A. Beim Meerschweinchen.

Auf einem Schnitte durch die Milchdrüse eines 6 Wochen alten Meerschweinchens sieht man vereinzelte Milchgänge, welche noch nicht mit Alveolen besetzt sind. Ihr Epithel ist kubisch oder etwas cylindrisch und ist einschichtig. Die Kerne sind, je nach der Form der Zelle, rund oder etwas länglich, ziemlich gross und daher sehr dicht gedrängt. Eine „äussere Epithelschicht", wie sie Benda beschreibt, ist, wenigstens als eine zusammenhängende Schicht, nicht vorhanden, wenn auch hin und wieder einmal ein Kern der Membrana propria näher liegt als die umgebenden und wohl auch etwas flacher ist.

Ein ganz verändertes Bild bot ein trächtiges Meerschweinchen, dessen Embryonen etwa $1^1/_2$ cm in die Länge maassen. Durch Druck auf die Zitze des noch lebenden Thieres liess sich ein Tropfen milchigwässriger Flüssigkeit entleeren. Die mikroskopische Untersuchung ergab darin freie Fetttropfen von sehr verschiedener Grösse in nicht sehr bedeutender Zahl und zahlreiche Colostrumkörperchen.

Auf Schnitten zeigt sich die Milchdrüse schon voll entwickelt, nur sind die Alveolen noch etwas eng und das interstitielle Gewebe noch ziemlich bedeutend. Die Epithelzellen sind kubisch oder etwas flacher, ganz deutlich stets einschichtig. Ihre Kerne sind rund, oder, je nach dem Grade der Abplattung der Zelle, oval. Die Kerne zeigen ziemlich bedeutende Grössenunterschiede (Fig. 1), sind bisweilen unregelmässig geformt, mit kleinen Einschnürungen oder Eindrücken, worauf wir später noch ausführlich zurückkommen werden. Mitosen sind nicht vorhanden. Auch Bizzozero und Vassale (32) ist es aufgefallen, dass man oft in der Milchdrüse des trächtigen Meerschweins keine einzige Mitose findet, obwohl man hier gerade eine lebhafte Vermehrung der Drüsenzellen voraussetzen sollte. Bizzozero erklärt das sehr plausibel daraus, dass ein solches Meerschweinchen unmittelbar nach beendetem Säugegeschäft wieder belegt worden ist und sich die Milchdrüse gar nicht erst wieder rückgebildet hat.

Sehr auffallend ist folgender Befund. Im Lumen der Alveolen finden sich sehr zahlreiche isolirte Zellen, deren Kern rundlich oder unregelmässig gelappt, oft kleiner als ein Epithelkern,

oft aber auch bedeutend grösser ist, häufig auch aus mehreren kleinen runden Chromatinstückchen besteht, wie in einem mehrkernigen farblosen Blutkörperchen (Fig. 1 u. 10). Der Zellkörper bildet bisweilen einen schmalen Saum um den Kern, öfter aber ist er bedeutend grösser und hat fast stets unregelmässige abenteuerliche Contouren. Er variirt ganz bedeutend in der Grösse. Manchmal füllt eine einzige solche Zelle einen grossen Theil eines Alveolus aus, sehr häufig aber liegen sie ganz dicht gedrängt in einem Alveolus zusammen. Diese Zellen haben auch Bizzozero und Vassale beschrieben, ohne Näheres über ihre Herkunft anzugeben. Man kann sich beim ersten Anblick des Gedankens nicht erwehren, dass man die unregelmässigen Fortsätze des Zellkörpers für Pseudopodien, die ganzen Zellen für Leukocyten, in amöboider Bewegung begriffen, hält. Um mich aber zu vergewissern, ob wirklich die Leukocyten durch das angewandte Fixationsmittel in ihrer augenblicklichen Gestalt und nicht etwa in Kugelform fixirt werden, beobachtete ich menschliche Leukocyten unter dem auf 39° erwärmten Mikroskop und setzte dann einen Tropfen Sublimatlösung an den Rand des Deckglases. Die Leukocyten starben in ihrer augenblicklichen, noch so complicirten Form ab.

Im Zellkörper jener grossen Zellen fanden sich an Sublimatpräparaten häufig ein oder mehrere, wie mit einem Locheisen ausgestanzte Löcher und entsprechend an Osmiumpräparaten geschwärzte Stellen, denen also im Leben Fetttropfen entsprochen haben. Dieser wichtige Befund wird uns späterhin noch eingehend beschäftigen.

Mit der Deutung der in Frage stehenden Zellen als Leukocyten steht in Uebereinstimmung, dass das interstitielle Gewebe massenhaft Lymphkörperchen enthält, mit einem runden Kern und einem schmalen Protoplasmasaum. Aber auch zwischen den einzelnen Epithelzellen findet man sie sehr häufig (Fig. 3). Man erkennt dann natürlich nur ihre Kerne. Diese unterscheiden sich von den Epithelkernen durch ihre Kleinheit und vor allem durch ihre gleichmässigere, stärkere Färbung. Eine Verwechslung ist kaum möglich. Nicht immer sind die im Epithel liegenden Leukocytenkerne rund, sondern öfters vielgestaltig, in amöboider Bewegung begriffen.

Im interstitiellen Bindegewebe finden sich ferner eine grosse

Menge eosinophiler Zellen (Fig. 4) mit meist 2 oder 3 kleinen runden Kernen. Auch Coën und Steinhaus haben sie beim Meerschweinchen beobachtet, bezeichnen sie aber beide als „Mastzellen". Coën hat, wie es scheint, nur in Osmiumgemischen fixirt; wie er da festgestellt hat, ob es sich um die acidophilen (eosinophilen) oder die basophilen (Mast-)Zellen handelt, giebt er nicht an. Steinhaus dagegen zeichnet auf's Deutlichste eosinophile Zellen und spricht von „Mastzellen mit eosinophilen Granula", eine Contradictio in adjecto, denn nach Ehrlich (42, 43, 44) versteht man unter „Mastzelle" eine Zelle mit basophilen Granulationen. Um festzustellen, ob es sich hier um die von Ehrlich sog. α-Granulationen handelt, färbte ich Schnitte in dem Glyceringemisch von Eosin, Aurantia und Indulin; die Granula nahmen lebhaft das Eosin an. In der Biondi'schen Farbmischung nehmen sie auf's Lebhafteste das Säurefuchsin an (Fig. 17), dagegen keine Spur irgend eines basischen Farbstoffes (Thionin, Dahlia, Methylenblau, Methylgrün). Um die sonst für dieses Objekt ziemlich ungeeignete Biondi-Färbung zu vermeiden, wandte ich folgende

Methode zur Färbung der eosinophilen Granula auf Schnitten

an: nach beendeter Hämatoxylinfärbung und Auswaschung werden die aufgeklebten Schnitte $^1/_1$—$^1/_2$ Stunde in starker, wässriger Lösung von Orange gefärbt, dann mit Wasser abgespült, bis sie, mit dem blossem Auge betrachtet, alles Orange wieder abgegeben haben. Dann sind nur noch die eosinophilen Granula orange gefärbt. Zum Schluss kann man noch kurz in schwacher Eosinlösung gegenfärben. Der Erfolg ist: die Kerne werden blau, das Protoplasma rosa, die eosinophilen Granula leuchtend orange, schon bei schwacher Vergrösserung auffallend.

Dieses längere Verweilen bei den eosinophilen Granula hat seine Berechtigung in später zu erwähnenden Befunden.

Genauere Untersuchungen des Secretes trächtiger Meerschweinchen.

An mehreren Meerschweinchen unternahm ich täglich oder einen Tag um den anderen Untersuchungen des Secretes, das man durch leichten Druck auf die Mamma erhält. Es zeigte sich

da, dass die Beschaffenheit desselben sehr wechselnd ist; manchmal ist es rein milchig, andere Male gelblich-weiss, wieder andere Male nur leicht milchig getrübt oder auch fast ganz wässerig-klar. Um ein Bild von dem wechselnden mikroskopischen Befund zu geben, will ich einen Auszug aus dem Protokoll dieser Untersuchungen wiedergeben:

5. Januar 1897. Meerschweinchen Q. Es lässt sich ein kleiner Tropfen rein milchigen Secretes entleeren. Er enthält:

1) Kolossale Mengen von unzweifelhaften Leukocyten; auf Zusatz von verdünnter Essigsäure treten in jedem 4—5 kleine Kerne hervor, oder ein gelappter Kern.

2) Nicht sehr zahlreiche Milchkügelchen.

6. Januar. Derselbe Befund.

8. Januar. Das Secret ist etwas reichlicher und enthält

1) Milchkügelchen in mässiger Anzahl.

2) Grössere und kleinere Colostrumkörperchen.

In der ganzen Flüssigkeit sind suspendirt allerfeinste Körnchen, welche sich in verdünnter KOH lösen und mit 1 Tropfen 2% OsO_4 sich nicht bräunen, also einen ungelösten Eiweisskörper darstellen. Gewöhnliche Leukocyten sind nicht vorhanden.

9. Januar. Secret bedeutend reichlicher, enthält

1) Milchkügelchen in grosser Menge.

2) Grosse, wenig kleine Colostrumkörper.

Ausserdem dieselben Eiweisskörnchen wie am 8. Januar.

11. Januar. Das Secret ist wieder sehr spärlich. Enthält fast nur Milchkügelchen, einige kleine, wenig grosse Colostrumkörperchen.

13. Januar. Secret spärlich. Keine Milchkügelchen, keine Colostrumkörper, aber zahlreiche Leukocyten mit 1 grossen runden Kern.

14. Januar. Secret sehr spärlich, fast wasserklar. Enthält Leukocyten, meist mit mehreren Kernen, in allen möglichen Grössen. Sehr viele enthalten einen oder mehrere Fetttröpfchen, andere, besonders die grösseren, enthalten mehrere und zahlreiche Fetttröpfchen und stellen alle möglichen Uebergänge zu den ausgebildeten, maulbeerförmigen Colostrumkörperchen dar (Fig. 8).

16. Januar. Das Secret ist ziemlich reichlich, es enthält

wieder Milchkügelchen, ferner eine Menge sehr grosser Colostrumkörperchen. Eiweisskörnchen.

19. Januar. Milchkügelchen verschiedener Grösse, wenige nur kleine Colostrumkörperchen, Eiweisskörnchen.

23. Januar. Milchkügelchen, Colostrumkörper von den kleinsten bis zu den grössten, mit wenigen Fetttropfen, bis zu den mit Fett vollgestopften, maulbeerförmigen. Einkernige Leukocyten.

25. Januar. Secret fast wasserklar. Enthält nur Leukocyten verschiedener Grösse, mit wenigen Fetttropfen im Innern.

26. Januar. Wenig Milchkügelchen, sonst wie am 25. Januar.

Das Auffallendste an diesem Protokoll ist das häufig alternirende Auftreten von Leukocyten und Colostrumkörperchen; wenn beide zusammen vorhanden sind (14. Jan.), so sind zwischen ihnen alle möglichen Uebergänge nachzuweisen. Das führt uns wieder auf die Frage nach der Entstehung der Colostrumkörperchen.

Die Colostrumkörperchen wurden von Donné (2) 1837 entdeckt, bald darauf von Simon (4) wieder abgeleugnet, aber gleich darauf von Gueterbock und Mandl (6, 8) wieder bestätigt. Nasse (8) unterschied im Colostrum eine grössere Reihe von Formbestandtheilen. Die Entstehung der Colostrumkörper wurde in ausführlicher Weise zuerst von Reinhardt (11) untersucht. Nach ihm sind es Fettkörnchenkugeln, d. h. fettig degenerirte Zellen, welche aus den Epithelzellen der Milchdrüse hervorgegangen sind. Er kam zu der Ansicht, dass die Epithelzellen der Milchdrüse des trächtigen Thieres alle auf diese Weise in Colostrumkörper verwandelt und entleert werden, und dass sich das secernirende Epithel der Drüse ganz neu bildet. Virchow (14) ging noch weiter als Reinhardt; er meinte, dass überhaupt die Milchkügelchen durch Zerfall solcher Fettkörnchenkugeln entstünden; die Colostrumkörper hält er für frühzeitig in ihrer Gesammtheit losgelöste, fettig degenirte Drüsenzellen. „Am meisten stimmt mit der gewöhnlichen Art der Schmersecretion die früheste Zeit der Lactation überein, welche das sog. Colostrum liefert. Das Colostrumkörperchen ist die noch zusammenhaltende Kugel, welche aus der fettigen Degeneration einer Epithelzelle hervorgeht. Die Colostrum und die Schmerbildung unterscheiden sich nur dadurch, dass die Fettkörner bei der ersteren

kleiner bleiben, und dass, während beim Schmer sehr bald grosse Tropfen auftreten, beim Colostrum die letzten Zellen, welche noch bemerkt werden, gewöhnlich nur feine Fettkörnchen, ganz dicht gedrängt, enthalten. Hierdurch bekommt das ganze Element ein etwas bräunliches Aussehen, obwohl das Fett keine rechte Farbe hat. Das ist das körnige Körperchen (Corps granuleux) von Donné, die Fettkörnchenkugel."

Diese Lehre wurde auf's Tiefste erschüttert durch eine Beobachtung von Stricker (15), welcher fand, dass die Colostrumkörper, unter dem geheizten Mikroskop betrachtet, amöboid beweglich sind. Eine Fettkörnchenkugel, also eine todte Zelle, kann keine Eigenbewegung haben. Ueber die Art der Bewegung berichtet Stricker, dass sie im Vergleich zu der eines weissen Blutkörperchens sehr träge sei; auch will er beobachtet haben, dass von den Colostrumkörperchen Fetttropfen ausgestossen würden. Darauf gründete er seine Theorie der Milchbildung, welche zum ersten Mal die fettige Degeneration verwirft: „Die Annahme, dass die Zellen in der Brustdrüse zerfallen, konnte nur so lange geduldet werden, als man keine andere Erklärung hatte für das Freiwerden der Milchkügelchen."

Ueber den Ursprung der Colostrumkörperchen ist er sich nicht klar geworden, „entweder sind es abgestossene Enchymzellen der Drüse, oder Theilprodukte solcher Zellen." Ausser den Colostrumkörperchen fand Stricker im Colostrum noch „kleine, äusserst zart contourirte, farblose Körperchen, welche manches Mal eine Andeutung von einem Kern zeigen, manches Mal fein granulirt sind, und manches Mal endlich vollständig homogen erscheinen. Die Masse eines solchen Körperchens dürfte durchschnittlich der eines menschlichen roten Blutkörperchens gleichkommen. Bei einer Temperatur von 40 ° C. zeigen nun diese Körperchen relativ sehr lebhafte Form- und Ortsveränderungen". Jeder unbefangene Beobachter würde aus dieser Beschreibung die Diagnose auf Leukocyten stellen. Stricker that dies nicht.

10 Jahre später waren wohl Stricker's Untersuchungen vergessen. Buchholz (22) hielt die Colostrumkörper wieder für verfettete Epithelzellen. Neu ist seine Beobachtung, dass die Colostrumkörperchen regelmässig dann auftreten, wenn bei secernirender Milchdrüse die Säugung unterlassen wird, oder kurz bei der Milchstauung.

Rauber (24) brachte die Colostrumkörper wieder mit den Leukocyten in Zusammenhang. Sie entstehen nach ihm dadurch, dass der Zellkörper eines Lymphkörperchens schwillt, Fetttropfen in seinem Innern auftreten, der oder die Kerne zu Grunde gehen: das Colostrumkörperchen ist also wieder eine Fettkörnchenkugel, nur nicht aus einer Epithelzelle, sondern aus einem Leukocyten entstanden.

Auch Saefftigen (28) hielt die Colostrumkörperchen für fettig degenerirte Zellen, welche wahrscheinlich Lymphkörperchen seien.

Heidenhain (31), der die Betheiligung der Leukocyten an der Milchbildung ganz leugnete, hatte einen schwierigen Stand in der Colostrumfrage. Er giebt an, unter den Epithelzellen hin und wieder einmal eine auffallend helle gesehen zu haben und bringt diese in genetischen Zusammenhang mit den Colostrumkörperchen.

Bizzozero und Vassale (32) fanden im Lumen der Alveolen einer nicht mehr secernirenden Drüse grosse Zellen (20—30 μ), mit dünnen Fortsätzen und granulirtem Protoplasma, einem ovalen Kern und Fetttropfen. Sie fanden die amöboide Beweglichkeit dieser Zellen wieder. Ueber ihre Herkunft geben sie nichts Näheres an, halten sie aber nicht, wie Stricker, für die Ursprungszellen der Milchkügelchen, sondern für „einzellige Resorptionsorgane“ derselben.

Die ausführlichste Arbeit über das Colostrum rührt von Czerny (39) her. Zunächst fand er, wie Buchholz, dass die Colostrumkörper zu jeder Zeit der Lactation auftreten, sobald die Säugung unterlassen wird. 24—48 Stunden nach einem solchen Termin fand er unverkennbare Leukocyten in der Milch, am 3. Tage ebensolche mit Fetttropfen im Innern, am 4. bis 5. Tage typische Colostrumkörperchen. Diese Befunde veranlassten ihn, folgende Versuche zu machen:

1) Er injicirte einem Frosch Milch in den Rückenlymphsack. Nach einiger Zeit sahen die Leukocyten des Frosches den Colostrumkörperchen täuschend ähnlich.

2) Er injicirte einem Kaninchen Milch unter die Rückenhaut. Nach 24 Stunden fand er in den Lungengefässen Fett führende Leukocyten.

3) Er injicirte einer Maus Tusche subcutan, und er fand

die Tuschekörnchen in den Colostrumkörperchen wieder, ohne dass freie Tuschekörnchen im Secret waren, woraus er schloss, dass die Colostrumkörperchen ihren Inhalt nicht ausstossen.

4) Er injicirte einem Kaninchen Tusche in die Milchgänge und fand nachher in den Lymphdrüsen des Thieres Leukocyten, welche Tusche und Fett führten.

Seine Resultate fasst er zusammen: „Die Colostrumkörperchen sind Leukocyten, welche in die Brustdrüsenräume einwandern, sobald in diesen Milch gebildet, aber nicht durch die Ausführungsgänge entleert wird, welche dann daselbst die unverbrauchten Milchkügelchen aufnehmen, zertheilen und behufs weiterer Rückbildung in die Lymphbahnen aus der Drüse abführen."

Nach Czerny findet sich in der Litteratur nur eine, vollkommen unbegründete Bemerkung von Steinhaus (37), welcher meint, dass die Colostrumkörperchen „verfettete Mastzellen" seien. Die Angaben von Szabó (40) über das Colostrum kann ich füglich übergehen.

Czerny hat gewiss sehr viel Neues gebracht und sich ein grosses Verdienst um die Aufklärung der Bedeutung der Colostrumkörperchen erworben, allein ich möchte doch wagen, einen Einwand gegen seine Theorie zu erheben. Wenn es auch nicht zweifelhaft ist, dass die kleinen Lymphkörperchen durch das Epithel hindurchwandern können und es auch thun, wie ich selber bestätigen kann, so ist es doch schon a priori vollständig ausgeschlossen, dass die grossen, beim Meerschweinchen oft über 25 μ im Durchmesser messenden, beim Menschen aber, wie ich mich überzeugt habe, noch ganz bedeutend grösseren Colostrumkörperchen sich wieder durch das Epithel zurückzwängen. Er ist ebenso wie ihre Grösse, auch ihre Ueberladung mit Fett, welche dagegen spricht, abgesehen davon, dass die mit Fett vollständig beladenen Colostrumkörper, wenn überhaupt, so jedenfalls eine äusserst geringe Beweglichkeit besitzen. Wer einmal auf einem Schnitt so ein Riesencolostrumkörperchen gesehen hat, welches so gross ist, dass neben ihm in demselben Alveolus ein zweites nicht mehr Platz hätte, der wird gewiss nicht glauben, dass ein solches Gebilde durch das Epithel in die Lymphbahnen wandern könne Auch ist Czerny's 4. Versuch durchaus nicht einwandsfrei, denn er selber gesteht zu, dass man mit Leichtigkeit die äusserst feinen Milchgänge durchstechen

kann und dann statt der Alveolen einfach die Lymphspalten des Bindegewebes injicirt.

Meine eigenen Untersuchungen betreffen das Colostrum des Meerschweinchens. Dieses Thier neigt ganz ausserordentlich zur Colostrumbildung. Fast während der ganzen Gravidität, in den ersten Tagen der Lactation und beim Aufhören des Säugens findet man massenhaft Colostrumkörperchen. Aus der oben gegebenen Tabelle — welche nur ein Beispiel ist — ersieht man, dass die Form der Colostrumkörper und ihre Grösse sehr wechselnd ist. Die typische, in den ersten Tagen der Lactation häufigste Form ist die Maulbeerform; sie erscheint als ein Conglomerat von etwa 50—100 Milchkügelchen. Weiter sieht man von vorne herein nichts. Die erste Frage ist naturgemäss die nach dem Vorhandensein eines Kernes. Zusatz von Essigsäure ist wegen des Fettreichthums erfolglos, aber die Färbemethoden leisten hier gute Dienste. Man kann sie auf mehrere Weise anwenden. Am schwierigsten ist die Untersuchung des frischen Präparates. Setzt man einen Tropfen Triacid-Lösung an den Rand des Deckglases und, betrachtet mit dem Abbé'schen Beleuchtungsapparat und ganz offener Blende, so dass die Contouren der Fetttröpfchen verschwinden, so sieht man einen grossen, runden, sich blaugrün färbenden Kern. Zieht man die Blende ein wenig zu, so verdecken ihn die Fetttröpfchen wieder.

Oder man macht sich auf dem Deckglase ein Trockenpräparat des Secretes. Die meisten Colostrumkörperchen schwimmen weg, aber die haften gebliebenen zeigen auch hier bei beliebiger Färbung einen grossen, runden Kern.

Am elegantesten ist die Methode der Schnittuntersuchung. Man sucht auf Schnitten durch die Milchdrüse, welche vor dem Tode Colostrum secernirt hat, nach Colostrumkörperchen. Ein solches stellt Fig. 9 a dar. Die Fetttropfen sind gelöst, man sieht nur ein Netzwerk offenbar protoplasmatischer Substanz. Wiederum zeigt sich ein grosser, runder Kern.

Leichter noch sind diejenigen Colostrumkörperchen zu untersuchen, welche nicht so stark mit Fett beladen sind. Hier genügt oft schon Zusatz von Essigsäure, um wieder einen grossen, runden Kern nachzuweisen. Die neben den Colostrumkörperchen vorkommenden Leukocyten sind theils ein-, theils mehrkernig, wie die Tabelle zeigt. Die mehrkernigen Leukocyten erreichen

manchmal auch eine etwas ansehnlichere Grösse und enthalten wohl auch wenige Fetttropfen, werden aber nie zu typischen Colostrumkörperchen.

Die amöboide Beweglichkeit der Colostrumkörper habe ich unter dem heizbaren Mikroskop beobachtet; an den grossen, maulbeerförmigen habe ich keine Bewegung gesehen, dagegen zeigen die zwar grossen, aber noch nicht mit Fett überladenen Colostrumkörper eine sehr eigenthümliche Bewegung. Sie besteht im Ausstrecken sehr feiner, fadenförmiger Pseudopodien. Ich sah vom Rande eines Colostrumkörpers mit ziemlicher Geschwindigkeit feine Fäden ausstrahlen, welche einen Bogen beschrieben und mit ihrem freien Ende sich wieder an die Oberfläche des Körperchens befestigten, so dass an der Peripherie des Colostrumkörpers eine buckelartig hervorragende Vacuole entstand, etwa wie sie bei Actinosphaerium vorkommt.

Die Colostrumkörperchen haben mit den Leukocyten nicht nur die amöboide Bewegung gemein, sondern es finden sich zu gewissen Zeiten, wie ich sehr häufig an mehreren Meerschweinchen feststellen konnte, alle möglichen Uebergänge zwischen diesen beiden Gebilden, so dass es wohl über jeden Zweifel erhaben ist, dass die Colostrumkörper aus Leukocyten entstehen, und zwar aus den einkernigen Lymphkörperchen, indem sie Milchkügelchen in ihr Inneres aufnehmen. Auf keinen Fall entstehen aber die Colostrumkörperchen durch fettige Degeneration der Leukocyten, wie Rauber will, denn erstens haben sie stets einen Kern, zweitens zeigen sie amöboide Bewegungen.

Was wird aber aus den mehrkernigen Leukocyten, da sie nicht zu Colostrumkörperchen werden? Die Antwort darauf giebt der Befund von Zellen, wie sie in Fig. 9 b abgebildet sind, und wie man sie in Colostrumdrüsen in grossen Mengen findet. Man kann solche Zellen nicht mehr als mehrkernige Leukocyten bezeichnen, denn das Chromatin ist in ihnen in Form von kleinen Pünktchen, in ganz wechselnder Anordnung enthalten, in Zerfall begriffen. Man findet alle möglichen Uebergangsstadien von den drei- oder vierkernigen Leukocyten zu jenen Zellen mit vielen feinsten Chromatinstückchen. Ferner findet man nicht selten in grossen Colostrumkörperchen auf Schnitten ausser dem einen, grossen Kern noch einzelne winzige

Chromatinstückchen, welche höchst wahrscheinlich von solchen zerfallenen Leukocytenkernen herstammen und, wie die Milchkügelchen, von den Colostrumkörpern durch Phagocytose aufgenommen worden sind (Fig. 9 c).

Die mehrkernigen Leukocyten unterliegen also einem Zerfall. Unter diesen Umständen scheint es höchst wahrscheinlich, dass die Theilung des Kernes des Lymphkörperchens selbst schon als der Beginn des Zerfalles zu deuten ist. Damit stimmt auch überein, dass diese Theilung direkt, eine einfache Zerschnürung ist[1]). Dazu kommt noch, dass die Leukocyten, welche in Mengen im interstitiellen Gewebe der Colostrumdrüse liegen, alle einkernig sind.

Das Schicksal eines Lymphkörperchens, welches durch das Epithel der Milchdrüse gewandert ist, ist also:

entweder wächst es bedeutend, nimmt Fetttropfen auf und wird zum Colostrumkörperchen,

oder, nachdem es ein wenig gewachsen ist, zerfällt erst der Kern, dann der Zellkörper.

Ueber das weitere Schicksal der Colostrumkörperchen bin ich, abgesehen von jenem negativen Resultat, dass eine Rückwanderung derselben in die Lymphbahnen zum Mindesten sehr unwahrscheinlich ist, zu keiner festen Anschauung gelangt. Und ich will auch keine theoretischen Betrachtungen über diese Frage anstellen. Denn was hilft es, Theorien über eine Frage aufzustellen, die sicherlich durch direkte Beobachtung noch gelöst werden wird.

Zum Schluss der Betrachtungen über das Colostrum sei noch einmal auf den aus dem oben gegebenen Protokoll hervorgehenden Befund hingewiesen, dass im Colostrum des Meerschweinchens häufig ein körniger, also ungelöster Eiweisskörper vorkommt, der in Kalilauge leicht löslich ist und sich mit Osmiumsäure nicht schwärzt.

Wir wenden uns jetzt an die Untersuchung der Milchdrüsen dreier Meerschweinchen, welche einige Stunden bis einen Tag nach dem Wurf getödtet wurden, ohne jemals gesäugt zu haben. Bei einem derselben zeigte sich hin und wieder eine Mitose in

1) Ein einziges Mal fand ich in einem im Lumen liegenden Leukocyten eine Mitose (Fig. 9, d.).

den Epithelzellen, das einzige Mal, wo ich überhaupt Mitosen in der Mamma des Meerschweinchens gesehen habe (Fig. 2). Mit Bezug auf die Angaben von Steinhaus (37) achtete ich besonders auf die Richtung der Spindelaxe, und ich kann die Behauptung von Steinhaus durchaus nicht bestätigen. Die Spindeln lagen in allen möglichen Richtungen, sie drehen sich offenbar sehr leicht, und wenn Steinhaus meint, dass die radiär stehenden Mitosen nur zur Vermehrung der bei der Lactation reducirten Kerne dienten, ohne Zelltheilungen herbeizuführen, so steht dem doch gegenüber, dass Partsch (26), Heidenhain (31), Bizzozero und Vassale (32), Nissen (33), Coën (34), Frommel (36), Benda (38) in der secernirenden Drüse einige Zeit nach dem Wurf überhaupt niemals mehr Mitosen sahen, welchem Ergebnisse ich mich voll anschliessen muss.

Auf diesem Stadium treten auch zum ersten Mal in den Epithelzellen reichlichere Mengen von Fetttropfen auf, welche in Sublimatpräparaten als Löcher (Fig. 7) erscheinen, an Osmiumpräparaten geschwärzt sind. Sie erreichen oft eine Grösse, die die eines Kernes beträchtlich übertrifft. In einer Zelle ist gewöhnlich nur ein grosser, öfter daneben mehrere kleine Fetttropfen; sie liegen niemals dicht an der Membrana propria, sondern in dem von dieser abgewandten Theil der Zelle; die ganz grossen sogar stets dicht unter dem freien Rande der Zelle. Aus alle dem folgt schon, dass dieses Fett nicht als ein Degenerationsprodukt aufzufassen ist.

Das Protoplasma hat eine sehr charakteristische Structur; es enthält nämlich dicht gedrängt grobe, verschieden grosse, durchschnittlich 3 μ im Durchmesser messende, meist nicht ganz regelmässig kugelförmig geformte Granula, welche sich durch eine etwas stärkere Färbung in sauren Anilinfarben hervorheben (Fig. 6, 7). Man könnte sie anfangs wohl für Kunstprodukte halten; sie zeigen sich aber ebenso deutlich an Sublimat-, wie an Osmiumpräparaten. In letzteren treten sie, nach Heidenhain gefärbt, sogar sehr scharf hervor und erscheinen wieder zusammengesetzt aus einzelnen, feinsten Körnchen. Andere Zellen, besonders an tangential angeschnittenen Alveolen, zeigen, nach dieser Methode behandelt, ein sehr zierliches Netzwerk, welches wohl an das einer Talgzelle erinnert (Fig. 14 a).

Die Kerne variiren stark in Grösse und Gestalt. Neben

ganz regelmässigen, runden oder ovalen Kernen findet man solche mit unregelmässigen Ausbuchtungen (Fig. 5) und bedeutend grössere, welche sich ganz blass färben. Auf diese Veränderungen werden wir später noch zurückkommen.

Im Lumen der Alveolen liegt das vom Fixirungsmittel ausgefällte Caseïn; in ihm erkennt man die Fetttropfen auch an Sublimatpräparaten als runde Löcher (Fig. 5). Ausserdem aber wimmelt es förmlich von Leukocyten jeder Form und Grösse, mit einem und mit mehreren Kernen, mit einem oder einzelnen kleinen Fetttröpfchen, bis zu den grossen, ausgebildeten Colostrumkörpern, deren Protoplasma auf Schnitten als ein die Fetttropfen umgebendes Netz erscheint (Fig. 9).

In vielen Leukocyten, besonders in den kleineren, liegen im Protoplasma dieselben stärker gefärbten Kügelchen wie in den Epithelzellen (Fig. 9 e), was ich nicht nur an Schnitten, sondern auch an frischen Präparaten gesehen habe. Doch will ich mich betreffs der Deutung dieser Kügelchen nicht in ungewisse Spekulationen verlieren.

Im interstitiellen Bindegewebe ist bemerkenswerth die herdweise Infiltration mit Lymphkörperchen und das zahlreiche Vorhandensein der acidophilen Zellen, nicht nur im interalveolären Gewebe, sondern auch in dem bindegewebigen Ueberzug der Drüse.

Bisher war immer von der Milchdrüse während des Colostrumstadiums die Rede, wir kommen jetzt zu der Drüse, welche von Colostrumkörpern freie Milch secernirt.

Untersucht man die Drüse eines mehrere Tage lang säugenden Thieres, so erhält man ein total verändertes Bild gegen früher. Das interstitielle Bindegewebe ist auf ein Minimum reducirt und besteht eigentlich nur noch aus einzelnen spindelförmigen Bindegewebszellen, welche sich zwischen die Alveolen hineinzwängen. Acidophile Zellen findet man nur ganz ausnahmsweise, auch in dem gröberen, die Drüsenläppchen umgebende Bindegewebe, das sie früher so massenhaft enthielt. Bei einem Thier, welches auf dem Höhepunkt der Lactation stand (10. Tag nach dem Wurf) fand ich auf vielen Schnitten kaum eine einzige eosinophile Zelle. Auch die Lymphkörperchen sind aus dem Bindegewebe geschwunden.

Ebenso verändert ist der Inhalt der Alveolen und Milch-

gänge. Es ist kaum ein einziger Leukocyt zu sehen, dafür aber haufenweise freie Kerne, welche genau den Kernen der Epithelzellen gleichen (Fig. 12).

Man wird mir mit Recht einwerfen, dass es schwierig ist, ein einkerniges Lymphkörperchen mit einem schmalen Protoplasmasaum von einem freien Kern zu unterscheiden. Ich habe langer Zeit bedurft, um mir in dieser Beziehung klar zu werden. Das einzige Mittel, sich vor Verwechselung zu hüten, ist eine starke Protoplasmafärbung, welche auch den schmalsten Saum um den Kern hervortreten lässt. Ferner habe ich, um die verschiedenen Formen der Leukocyten kennen zu lernen und vor Verwechselungen gesichert zu sein, Lymphdrüsen des Meerschweinchens auf genau dieselbe Weise behandelt und ihre verschiedenartigen Leukocyten auf's Genaueste mit jenen Kernen verglichen, besonders mit denjenigen, welche frei, nicht rings von geronnenem Caseïn umgeben, lagen, und ich bin zu dem Resultat gelangt, dass die Kerne in den Alveolen wirklich von den Epithelzellen ausgestossene, freie Kerne sind. Man kann dieses Ausstossen mitunter förmlich beobachten, denn man findet Kerne, die den Epithelzellen noch anhaften, aber schon rings von Secretgerinnsel umgeben sind, so dass man nicht sagen kann, ob sie der Zelle angehören, oder ob sie frei im Secret liegen.

Freie Kerne im Secret der Milchdrüse sind schon von Langer (14), Partsch (26), Heidenhain (31), Kadkin (35), Nissen (33), Coën (34), Frommel (36), Steinhaus (37), Szabó (40) beschrieben worden. Sie werden abgeleugnet von Bizzozero und Vassale (32) und Benda (38), welcher ihr etwaiges Vorkommen für zufällig hält. Ein Blick auf Fig. 12 wird genügen, um starke Zweifel an dieser Zufälligkeit aufkommen zu lassen, wenn ich hinzufüge, dass ich ähnliche Stellen massenweise abbilden könnte.

Es handelt sich jetzt darum, nachzuweisen, woher diese Kerne stammen, da Mitosen bei der secernirenden Drüse nicht vorkommen. Ich habe schon in der historischen Einleitung darauf aufmerksam gemacht, dass dieser Punkt den Autoren als der schwierigste beim Verständnis der Milchsecretion erschienen ist. Nissen vermuthet eine direkte Kerntheilung in den Epithelzellen; Frommel stellt die Vermehrung der Kerne geradezu als ein Räthsel hin; Steinhaus hilft sich mit der Annahme von

Mitosen, welche er beobachtet haben will, die aber einige Tage nach der Geburt sicherlich nicht mehr vorkommen.

Alle Autoren — bis auf Benda — sind sich darin einig, dass die secernirende Milchdrüse bedeutend mehr Kerne enthält als die nicht secernirende. Gerade dass man in einer Zelle zwei Kerne in unmittelbarer Nachbarschaft, einer den anderen berührend, findet (Fig. 11 und 14 b), weist auf den gemeinsamen Ursprung zweier solcher Kerne hin. Auf diese Lagebeziehung der Kerne zu einander, welche das Verständniss ihrer Herkunft bedeutend erleichtert, hat, so auffällig sie ist, noch keiner der genannten Autoren aufmerksam gemacht; sie deutet auf eine direkte Kerntheilung hin, und in der That kann man die einzelnen Stadien der *direkten Kerntheilung* verfolgen. Schon gleich nach dem Wurf fanden wir jene sonderbaren Kernformen in den Epithelzellen. In noch stärkerem Maasse ist das bei der Drüse des säugenden Thieres der Fall. Es wechseln ganz grosse mit kleinen Kernen ab, runde mit länglichen, mit allerlei Ausbuchtungen und Einschnürungen (Fig. 12, 13, 14). Man könnte das für Kunstprodukte halten, für postmortale Veränderungen oder Schrumpfungen bei der Einbettung. Das erste ist deshalb ausgeschlossen, weil zwischen dem Tode der Thiere und dem Einlegen der Stücke nur Secunden vergangen sind, auch das zweite ist auszuschliessen, denn wenn eine Schrumpfung stattgefunden hätte, so müsste infolge der Retraction des Protoplasma zwischen ihm und dem Kerne eine Lücke liegen, was nicht der Fall ist. Ganz dicht neben einander liegen grosse, runde und eckige, ausgebuchtete Kerne. Viele haben ein auffallend grosses Kernkörperchen (Fig. 15), viele ovale Kerne haben 2 symmetrisch liegende Nucleolen. Die ovalen Kerne haben bald (Fig. 13, 14) in ihrer Mitte eine Einschnürung, bald ist die Einschnürung unsymmetrisch und es knospt sich gleichsam von einem Mutterkern ein kleiner Tochterkern ab, — kurz, es ist gar nicht möglich, alle die verschiedenen Kernformen aufzuzählen oder abzuzeichnen, die man an einem einzigen Präparat auffindet. Um so mehr muss es Wunder nehmen, dass diese Kernveränderungen noch gar nicht beobachtet sind.

Wir kommen jetzt zu der Frage, auf welche Weise die in das Lumen ausgestossenen Kerne zu Grunde gehen — denn in der Milch sind sie nicht mehr vorhanden. Da muss ich zuerst

hervorheben, was schon Nissen gethan hat, dass ein Theil der Kerne schon vor der Ausstossung in's Lumen Zerfallsveränderungen zeigt, und zwar typische Chromatolysen, welche zuerst gleichzeitig von Flemming (41) in den Zellen atretischer Graaf'scher Follikel und Nissen (33) in der Milchdrüse beobachtet worden sind. Die Chromatolyse besteht darin, dass der Kern sich umwandelt in ein rundes, homogenes Gebilde aus achromatischer Substanz, in dessen Innern das Chromatin in mehreren Stückchen, bisweilen als ein zusammenhängendes Stückchen vertheilt ist (Fig. 16 b). Die einzelnen Chromatinstückchen sind meist etwas eckig, auch halbmondförmig (Fig. 16 c), und liegen unregelmässig vertheilt in dem ganzen Gebilde, bisweilen an die Peripherie angeheftet. Solche chromatolytischen Figuren im Epithel fand ich bei einem Thier in ziemlicher Menge, bei einem andern dagegen gar nicht. Auch Bizzozero und Vassale haben sie gesehen und bilden sie auch ab, nur bestreiten sie, dass es veränderte Kerne seien, und meinen, es seien Gebilde, die im Protoplasma auftreten und „etwas chromatische Substanz in sich aufnehmen". Mir scheint das unhaltbar zu sein gegenüber der viel einfacheren Erklärung Nissen's, besonders weil man im Lumen der Alveolen dicht neben einander freie Kerne, solche chromatolytischen Figuren und Uebergänge von beiden findet.

Jedenfalls erleidet aber nur ein Bruchtheil der Kerne schon in den Epithelzellen diese Veränderung; bei Weitem die grösste Menge kommt als ein ganz regulärer, runder Kern (Fig. 12 u. 16 a), meist mit einem grossen Kernkörperchen und ganz normaler Kernstructur in die Alveolen. Es scheint sogar, dass auch hier noch einige Kerne sich weiter zerschnüren, denn man beobachtet bisweilen an den freien Kernen ähnliche Zerschnürungsformen wie im Epithel.

Will man die Zerfallsveränderungen der freien Kerne verfolgen, so thut man gut, sie in den grösseren Milchgängen aufzusuchen, die im Schnitt getroffen sind, denn in den Alveolen zeigen sie meist noch gar keine Veränderung. Dann findet man ebenfalls alle Stadien der Chromatolyse (Fig. 16 b), und als Ausgangsproduct derselben ganz kleine, unregelmässig geformte Chromatinstückchen, welche bisweilen noch gruppenweise zusammenhalten, andere Male schon ganz auseinander gefallen sind.

Noch einer anderen Veränderung der Kerne will ich gedenken. Wie nämlich besonders Steinhaus hervorhebt, findet man nicht selten in den Kernen der Epithelzellen eine runde Vacuole, welche sich an Osmiumpräparaten als ein Fetttropfen erweist. Steinhaus meint nun, dass dies ein Zeichen dafür sei, dass der Kern „verfette"; es scheint mir aber viel annehmbarer, dass ein im Protoplasma entstandener Fetttropfen den Kern nur eindrücke. Dafür spricht auch, dass man an günstig getroffenen Schnitten solches Vorkommniss direct beobachten kann, und dass in den im Lumen liegenden Kernen niemals Fetttropfen zu sehen sind, nur hin und wieder ein kleines Fetttröpfchen in einer chromatolytischen Figur.

An den *Formen der Epithelzellen* kann man zwei Typen unterscheiden, welche durch Uebergänge mit einander verbunden sind: 1) mehr oder minder abgeplattet kubische Zellen, 2) sehr hohe Zellen, welche in ganz eigenartiger Weise, wie sonst wohl nirgends im thierischen Körper, papillenartig in das Lumen hineinragen (Fig. 11). Man kann an einer solchen Zelle die Basis unterscheiden, welche seitlich unmittelbar an andere Zellen grenzt, mit meist sehr wenig deutlicher Grenze, und den in's Lumen ragenden, kuppelförmigen Theil, der von den Nachbarzellen durch einen weiten Zwischenraum scharf getrennt ist. Diese hohen Zellen haben sehr häufig, wohl in der Mehrzahl der Fälle, zwei Kerne, welche hinter einander liegen, d. h. der eine in der Zellbasis, der andere in der Kuppe. Aber auch die flacheren Zellen haben häufig zwei Kerne, welche dann schräg oder neben einander in der Zelle liegen.

Fetttropfen kommen sowohl in flachen, wie in hohen Zellen vor. Bei den kuppelförmigen Zellen liegen die grösseren Fetttropfen stets in der Zellkuppe, vom Lumen oft nur durch einen ganz feinen Protoplasmasaum getrennt.

Die verschiedene Höhe der Zellen haben Partsch (26) und Heidenhain (31) zuerst beobachtet und in ihrer Bedeutung für die Secretion gewürdigt. In neuester Zeit hat Benda (38) die verschiedene Höhe erklären wollen einfach durch den verschiedenen Füllungsgrad der Alveolen und den mechanischen Druck des Inhalts auf die Zellen. Er band einem säugenden Thier eine Zitze ab und fand in der entsprechenden Drüse nur flache Zellen. Wenn auch gegen Benda's Auffassung, dass der

Druck einen Einfluss auf die Höhe der Zelle habe, gar nichts einzuwenden ist, so erklärt sie doch nicht das Zustandekommen der papillenförmigen Zellen, welche Benda überhaupt nicht gesehen zu haben scheint; und ferner, wenn der intraalveoläre Druck steigt, so müsste er auf die papillenförmigen Zellen ganz anders wirken, als sie nur abplatten, er müsste sie im Gegentheil noch mehr aus einander keilen, da er auch seitlich auf sie wirkt. Das ist aber nicht der Fall. Ferner wäre es nach Benda nicht möglich, dass in demselben Alveolus gleichzeitig hohe und flache Zellen neben einander vorkommen. Um das zu widerlegen, genügt ein Blick auf Fig. 12. Die papillenförmigen Zellen sind also sicherlich Zellen, welche erst während der Lactation ihre Form erhalten, und sie auch noch während der Lactation, wahrscheinlich nachdem sie sich durch eine längere Secretion erschöpft haben, verlieren und wieder kubisch werden, indem sie gleichzeitig durch den Druck des Secretes platt gedrückt werden. Wird das Secret entleert, so dehnen sie sich erst wieder zu kubischen oder flach cylindrischen Zellen und wachsen dann wieder zu papillenförmigen Zellen aus. Die Aufeinanderfolge der verschiedenen Zellformen während der Lactation wäre also demnach: kubisch, papillenförmig, kubisch, platt u. s. f.

Heidenhain dachte sich das Verschwinden der Zellkuppen etwas anders, er meint nämlich, dass sie mitsammt den in ihnen liegenden Fetttropfen oder Kernen einfach abgestossen würden. Nun kann man ja in der That an dünnen Schnitten solche abgeschnittenen Zellkuppen sehen, aber es ist viel wahrscheinlicher, dass sie durch das Messer von den über oder unter der Schnittebene gelegenen Zellen abgeschnitten sind. Es mag sein, dass die Eiweisskörper der Milch ein Umwandlungsprodukt gerade dieser Kuppen sind, aber als solche werden die Kuppen jedenfalls nicht abgestossen.

Durch diese Betrachtung werden wir auf die Frage nach der Art der Milchsecretion überhaupt geführt. Zunächst sei die Frage aufgeworfen, wie entsteht das Fett in den Epithelzellen?

Die alte Anschauung ist, dass es das Produkt der fettigen Degeneration der Epithelzelle ist. Davon kann natürlich auf Grund aller neueren Untersuchungen nicht die Rede sein.

Es giebt noch eine andere Art und Weise, wie Fett in Epithelzellen, besonders in Leberzellen auftritt, das ist die Fettinfiltration. Sie unterscheidet sich von der ersten Art dadurch, dass das Fett nicht an die Stelle des lebenden Protoplasma tritt, sondern dass das Protoplasma aus den Nährsäften das Fett niederschlägt. Diesem Process ist die in der Milchdrüse vorkommende *Fettsecretion* bedeutend ähnlicher. Dabei geht die Zelle nicht zu Grunde, sondern das Niederschlagen des Fettes aus den zugeführten Säften (aus Seifen?) ist sogar eine Bethätigung der höchsten Lebensfähigkeit der Zelle.

Beruht nun aber das Auftreten von Fett hier wirklich auf dem Niederschlagen eines gelösten Körpers? Es ist in letzter Zeit ein Fall bekannt geworden, wo ein fettartiger Körper schon als solcher die Membrana propria einer Drüse durchbricht und nachher in den Drüsenzellen erscheint. Das hat Plato (47) am Hoden nachgewiesen. Hier werden die Fetttropfen gebildet in den interstitiellen Zellen und strömen von hier aus in die Tubuli hinein. In dieser Beziehung bin ich zu dem Resultat gekommen, dass ein derartiger Vorgang bei der Milchdrüse völlig ausgeschlossen ist. Die Fetttropfen liegen fast niemals, die grösseren überhaupt nie in der Nähe der Membrana propria, sondern mehr nach dem Lumen zu — geschweige denn in oder ausserhalb der Membrana propria. Das Epithel secernirt also das Fett selber.

Hier ist auch der Ort, auf die Frage nach der Membran der Milchkügelchen einzugehen. Zum ersten Mal wurde ihr Vorhandensein behauptet von Raspail (3); diese Behauptung erhielt ihre wesentliche Stütze dadurch, dass Henle (5) sich zu ihr bekannte. Ascherson (9) glaubte sogar, sie aus theoretischen Gründen annehmen zu müssen, weil sich um jeden Fetttropfen in einer eiweisshaltigen Flüssigkeit eine „Haptogenmembran" niederschlage. Die Litteratur über diesen Gegenstand ist ausserordentlich gross und von Kehrer (17) zusammengestellt. Dieser stellte 1871 durch umfangreiche Versuche fest, dass die Milchkügelchen keine Membran haben, doch sind seine Ergebnisse selbst in den neueren Lehrbüchern noch nicht mit Entschiedenheit anerkannt. Eine einfache Weise, diese Frage zu entscheiden, ist die Untersuchung von Schnitten, in denen das

Fett gelöst ist. Man findet in dem geronnenen Caseïn, das das Lumen der Alveolen zum Theil erfüllt (Fig. 5), runde Löcher. Die mitten im Gerinnsel liegenden Fettlöcher sind zur Beantwortung dieser Frage nicht geeignet, sondern nur die, welche am Rande des Gerinnsels liegen und nur zur Hälfte in dasselbe hineinragen (*a*). Es ist an der frei liegenden Hälfte der Fetttropfen keine Spur einer Membran zu erkennen, und es sollte endlich die Fabel von der Membran der Milchkügelchen ganz verschwinden.

Wie werden nun die anderen festen Bestandtheile der Milch, der Zucker und das Caseïn gebildet?

Ueber die Secretion des Milchzuckers, da er kein morphologisches Element der Milch darstellt, wird man, bevor die Mikrochemie keinen festeren Boden gewonnen hat, nichts aussagen können.

Etwas mehr wissen wir von der Secretion des Caseïns. Es setzt sich offenbar zusammen aus einem von den Zellen secernirten (vielleicht durch die Umwandlung der Zellkuppen entstandenen) und einem durch den Zerfall der Kerne gebildeten Eiweisskörper. Das letztere erklärt, wie Heidenhain und Nissen ausgeführt haben, den Nucleingehalt der Milch.

Da während der Colostrumperiode so gut wie gar keine Kerne von Epithelzellen zerfallen, so ist dadurch der bekannte chemische Unterschied zwischen Milch und Colostrum, dass die erstere mehr Caseïn, letzteres mehr Albumin enthält, verständlich.

Die Involutionsperiode.

Entfernt man die Jungen von der Mutter oder fressen die Jungen genügend allein, so bildet sich die Milchdrüse sehr bald zurück, und zwar besteht dieser Vorgang darin, dass die Alveolen sich bedeutend verkleinern (ohne dass dabei die Zellen höher werden! vgl. Benda) und das interstitielle Bindegewebe bedeutend zunimmt. Der Anfang des Involutionsstadiums bildet wiederum die Secretion von Colostrum. Das Secret eines hochträchtigen Meerschweinchens ist von dem eines einen Tag lang nicht mehr säugenden Thieres nicht zu unterscheiden. Auch finden sich im interstiellen Bindegewebe ganz plötzlich die eosinophilen Zellen wieder, Leukocyten wandern haufenweise durch das Epithel, zerfallen in den Alveolen oder werden zu Colostrumkörperchen. Dabei ist es ganz gleich, wie lange Zeit nach dem Wurf ver-

flossen ist. Ein Meerschweinchen, welches regelmässig seine Jungen säugte, secernirte am 10. Tag nach dem Wurf noch ganz reine Milch ohne Colostrumkörperchen, ein anderes, welches mit dem 5. Tage nach dem Wurf von seinen Jungen getrennt war, producirte bald darauf typisches Colostrum, am 9. Tage versiegte die Secretion überhaupt. Am 13. Tage wurde das Thier getödtet. Das interstitielle Gewebe wimmelt förmlich von eosinophilen Zellen (Fig. 17), in den Alveolen finden sich noch reichlich Leukocyten, meistens grössere, einkernige, mit Fetttropfen. In den Milchgängen finden sich auch vereinzelte eosinophile Zellen. Die Epithelzellen sind, obwohl gar kein Secret in den Alveolen liegt und diese ganz eng sind, platt, dementsprechend auch die Kerne.

Die Ergebnisse der Untersuchungen des Meerschweinchens in Bezug auf die in der Einleitung aufgeworfenen Fragen (p. 717) ist also folgendes:

ad I.

Die Füllung der Alveolen mit Secret hat insofern Einfluss auf die Form der Epithelzellen, als sie kubische Zellen zu flachen zusammendrücken kann. Die Zellen in der Milchdrüse sind aber zu gewissen Zeiten papillenförmig, was nicht vom Füllungszustande des Lumens abhängig ist, sondern eine selbstständige Formveränderung der Epithelzellen während der Lactation bedeutet.

ad II.

Während der Lactation finden sich massenhaft freie Epithelkerne im Lumen der Alveolen, welche durch Chromatolyse zu Grunde gehen und einen integrirenden Bestandtheil der Milch liefern, welcher in Verbindung mit dem von den Epithelzellen gelieferten Eiweisskörper das Caseïn darstellt.

Der Ersatz dieser zu Grunde gehenden Kerne findet durch eine direkte Zerschnürung der Epithelkerne statt.

ad III.

Die Leukocyten haben an der *Bildung* der

Milch keinen Antheil, dagegen wandern sie in grossen Mengen durch das Epithel hindurch, sobald eine Milchstauung eintrittt, d. i. während der Graviditat und unmittelbar nach dem Wurf, und einige Zeit nach Absetzung der Jungen. Die Leukocyten wachsen in den Alveolen und haben ein doppeltes Schicksal: entweder zerfallen sie oder sie nehmen Fetttropfen in ihren Zellkörper auf und werden zu Colostrumkörperchen.

ad IV.

Das Fett der Milch ist ein echtes Secretionsproduct, ein Product der Lebensthätigkeit der Epithelzellen, und nicht ein Zerfallsproduct von Zellen.

Ausserdem ergiebt sich:

Beim Meerschweinchen enthält bei Milchstauung das interstitielle Bindegewebe der Milchdrüse massenhaft eosinophile Zellen, zur Zeit der eigentlichen Lactation dagegen nicht.

B. Die Lactation bei der Maus.

Der Grund, warum ich bisher nur auf das Meerschweinchen Rücksicht genommen habe, liegt nicht nur darin, dass ich von diesem Thier die genauesten Untersuchungen gemacht habe, sondern vor allem darin, dass ich im Laufe der Untersuchung zu der Erkenntniss gekommen bin, dass man die Resultate, die man bei einer Thierspecies gewonnen hat, nicht ohne Weiteres auf eine andere übertragen kann. Bei der Maus scheint die Secretion in vielen Einzelheiten anders zu verlaufen als beim Meerschweinchen, doch betrachte ich meine Untersuchungen an diesem Thier für noch nicht abgeschlossen, und ich kann mich deshalb kürzer fassen.

Während der Lactationszeit kommen bei der Maus ebenfalls zwei extreme, durch Uebergangsformen verbundene Zellformen vor, die hohen und die ganz flachen Zellen (Fig. 19 a, c). Ueber die Abhängigkeit der Zellenhöhe von intraalveolären Druck gilt wohl dasselbe, wie beim Meerschweinchen.

Die hohen Zellen sah ich bisher nie in so schöner, regelmässiger Form wie beim Meerschweinchen, sondern immer mit ausgefranzten, verwaschenen Rändern (Fig. 19a). Benda hält solche für postmortale Erscheinungen oder Folgen einer schlechten Conservirung. Das halte ich hier für ausgeschlossen, weil oft dicht neben einem Alveolus mit derartigen Zellen ein anderer mit flacheren und ganz scharf contourirten Zellen liegt.

Andererseits, bei starker Füllung der Alveolen, nehmen die Zellen eine ausserordentlich platte Gestalt an (Fig. 19c).

Die Milch der Maus scheint viel reicher an Fett zu sein als die des Meerschweinchens, wenigstens sind solche Alveolen, in denen das Caseïn nur schmale Septa zwischen den Fetttropfen bildet, sehr häufig; auch sind die Epithelzellen viel regelmässiger mit Fetttropfen besetzt als beim Meerschweinchen (Fig. 18). Man findet Alveolen, wo eine Zelle neben der anderen in gleicher Weise dicht unter ihrem freien Rande einen grossen Fetttropfen enthält (Fig. 19b), häufiger noch solche, bei denen die Fetttropfen ausgestossen sind und in der Zelle einen halbkreisförmigen Defekt hinterlassen haben. Oft liegen solche defekten Zellen so regelmässig nebeneinander, dass auf weite Strecken hin die Epithelien wie ein Briefmarkenrand aussehen (Fig. 21).

Die Fetttropfen platzen nicht einfach aus den Epithelzellen heraus, sondern ihnen bleibt an einer Seite eine protoplasmatische Kappe anhaften. Oft sieht man sie als sichelförmige Gebilde den in den Alveolen liegenden Fetttropfen anhaften (Fig. 20), bisweilen auch, bei anderer Schnittrichtung; als Ringe.

Ueber das Verhalten der Kerne bin ich mir nicht klar geworden. Freie Kerne findet man zwar in den Alveolen, aber auffallend selten; nur hin und wieder liegt einmal ein Häufchen solcher Kerne im Secret; jedoch zeigen die Kerne auch bei der Maus oft gelappte Formen, welche auf eine direkte Theilung schliessen lassen. Typische Chromatolysen habe ich niemals gesehen, dagegen sind ziemlich häufig im Epithel unter ganz normalen Kernen eigenthümlich geschrumpfte, stärker gefärbte (Fig. 19d); vielleicht gehen bei der Maus die Kerne schon in den Epithelzellen zu Grunde.

Betreffs des interstitiellen Bindegewebes ist bei der Maus das zeitweise Auftreten von eosinophilen Zellen nicht zu constatiren. Ich habe überhaupt niemals eine eosinophile Zelle in

der Mamma der Maus gesehen, sondern nur basophile, echte Ehrlich'sche Mastzellen, in ziemlicher Menge, ohne merklichen Unterschied in den verschiedenen Stadien der Lactation (Fig. 22).

C. Die Lactation bei der Kuh.

Die Untersuchung bietet bei der Kuh deshalb Schwierigkeit, weil man selten genügend frisches Material erhält. Von einer Kuh bekam ich die Milchdrüse noch während des Schlachtens, und sie zeigte sich sehr gut erhalten. Die Alveolen sind durch ziemlich viel Bindegewebe getrennt, das mit Leukocyten infiltrirt ist (Fig. 24). Leukocyten finden sich auch im Epithel. Die Epithelzellen sind cylindrisch mit länglichen Kernen, aber ohne hervorragende Kuppen. In den Alveolen ist sehr wenig Inhalt, hin und wieder eine Chromatolyse. Es macht den Eindruck, als ob diese Drüse im Beginn der Involution steht.

Interessanter ist eine zweite Drüse, welche ich leider erst 5 Stunden nach dem Tode erhielt, der beim Einschneiden reichlich Milch entquoll. Das Protoplasma ist nicht mehr ganz tadellos, die Kerne noch ganz gut erhalten. Die Alveolen sind stark ausgeweitet und prall mit Milch gefüllt. Im Secretgerinnsel sind Fettlöcher und vor allem massenhaft freie Kerne, hin und wieder Chromatolysen. Ein Bild von der Massenhaftigkeit der Kerne giebt Fig. 23 und 25.

Die Epithelzellen sind stark abgeplattet, offenbar durch den Druck des Secretes. Kuppelförmige Zellen habe ich nicht beobachtet, woraus natürlich gar nichts auf ihr Vorkommen in der frischen Drüse zu schliessen ist. Osmiumpräparate zeigen in den Epithelzellen die Fetttropfen.

Das wichtigste Resultat bei der Kuh ist also, dass während der Lactation massenhaft freie Kerne im Secret zu finden sind.

Ich fühle mich verpflichtet, Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. O. Hertwig für die mannigfachen Anregungen und das lebhafte Interesse für diese Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichniss.

Von den mit * bezeichneten Arbeiten habe ich nur Referate erhalten können.

1. Johannes Müller, De glandularum secernentium structura penitiori. 1830.
2. Donné, A., Die Milch, insbesondere die Milch der Ammen. Aus d. Französ. von Heilbronn. 1838.
3. Raspail, Chimie organique. 1838.
4. Simon, J. Franz, Ueber die Corps granuleux von Donné. Müller's Archiv 1839.
5. Henle, Ueber die Hüllen der Milchkügelchen. Frorierp's Notizen 149, S. 104. 1839.
6. Mandl, Ueber die Körperchen des Colostrum. Müller's Archiv 1839.
7. Gueterbock, Ueber die Donné'schen Corps granuleux des Colostrum. Müller's Archiv 1839.
8. Nasse, Ueber die mikroskopischen Bestandtheile der Milch. Müller's Archiv 1840.
9. Ascherson, Ueber den physiologischen Nutzen der Fettstoffe und über eine neue auf deren Mitwirkung begründete und durch mehrere neue Thatsachen unterstützte Theorie der Zellenbildung. Müller's Archiv 1840.
10. Henle, Allgemeine Anatomie. 1841.
11. Reinhardt, B., Ueber die Entstehung der Körnchenzellen. Virchow's Archiv I, 1847.

*12. Will, Die Secretion der Milch. Erlangen 1850.

13. Langer, Ueber den Bau und die Entwicklung der Milchdrüse bei beiden Geschlechtern. Denkschriften der k. Akademie der Wiss. Math.-phys. Kl. III, 1852.
14. Kölliker, Mikroskopische Anatomie, 1854.
15. Virchow, Cellularpathologie, 3. Auflage. 1862.
16. Stricker, Ueber contractile Körper in der Milch der Wöchnerinnen. Sitzungsb. der k. Akad. d. Wiss. zu Wien. 53, 2. 1866.
17. Kehrer, F. A., Zur Morphologie des Milchcaseïns. Archiv für Gynaekologie II, 1871.
18. Langer, C., Die Milchdrüse, in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. S. 627. 1871.
19. Winkler, Ueber den Bau der Milchdrüse. Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde in Dresden, 27. März 1874, und Archiv für Gynaekologie, 11, 1877.

*20. Schmid, Heinr., Zur Lehre von der Milchsecretion. Diss. 1877.

21. Creighton, Charles, On the development of the Mamma and of the Mammary Function. Journal of Anatomy and Phys. 11. 1877.

*22. Buchholz, Ueber das Colostrum bei unterlassener Säugung. Diss. Göttingen 1877.

23. Kolessnikow, Die Histologie der Milchdrüse der Kuh und die path.-anat. Veränderungen derselben bei der Perlsucht. Virchow's Archiv 70, 1877.
24. Rauber, Ueber den Ursprung der Milch und die Ernährung der Frucht im Allgemeinen. 1879.
25. Derselbe, Bemerkungen über den feineren Bau der Milchdrüsen Schmidt's Jahrbücher, Bd. 182, 1879.
26. Partsch, Carl, Ueber den feineren Bau der Milchdrüse. Diss. Breslau 1880.
27. Kölliker, Th., Beiträge zur Kenntniss der Brustdrüse. Verhandl. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg. N. F. 1880, Nr. 14.
28. Saefftigen, A., Zur feineren Anatomie der Milchdrüse während der Lactationsperiode. Bulletin de l'Académie imp. des sciences de St.-Pétersbourg. 1881.
29. Bonnet, R., Die Uterinmilch und ihre Bedeutung für die Frucht.
30. Talma, Beitrag zur Histogenese der weiblichen Brustdrüse. Archiv für mikr. Anat. 20, 1882.
31. Heidenhain, R., Die Milchabsonderung, in Hermann's Handbuch der Physiologie 5, 1. 1883.
32. Bizzozero und Vassale, Ueber die Erzeugung und die phys. Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugethieren. Virchow's Archiv 110, 1887.
33. Nissen, Franz, Ueber das Verhalten der Kerne in der Milchdrüse während der Absonderung. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 26, 1886.
34. Coën, Edmondo, Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Milchdrüse. Beiträge zur pathol. Anat. u. Physiol. von Ziegler und Nauwerk, Bd. II, 1888.
*35. Kadkin, P. R., Beiträge zur Anatomie der Milchdrüse während ihrer Thätigkeit. Diss. Petersburg, 1890. Russisch.
36. Frommel, Zur Histologie und Physiologie der Milchdrüse. Deutsche Gesellschaft für Gynaekologie, 4, 1892.
37. Steinhaus, Julius, Die Morphologie der Milchabsonderung. Archiv für Anat. und Physiol. Supplement 1893.
38. Benda, C., Das Verhältniss der Milchdrüse zu den Hautdrüsen. Zeitschrift für practische Dermatologie (Lassar) 1893.
39. Czerny, Adalbert, Ueber das Colostrum. Prager medicinische Wochenschrift, XV, 1890, Nr. 32.
40. Szabó, Josef, Die Milchdrüse im Ruhezustande und während ihrer Thätigkeit. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte (His) 1896.
41. Flemming, Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergange Graaf'scher Follikel. Archiv für Anat. und Phys., Anat. Abth. 1885.
42. Ehrlich, Beiträge zur Anwendung der Anilinfarben in der mikroskopischen Technik. Arch. f. mikrosk. Anat. 1877.

13. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der granulirten Bindegewebszellen und der eosinophilen Leukocyten. Arch. für Anat. und Physiol., Physiol. Abth., 1879.
14. Derselbe, Ueber die specifischen Granulationen des Blutes, ebenda.
15. Plato, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiol. Bedeutung. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 1896.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX u. XXI.

Die Vergrösserung ist, wo nichts hinzugefügt ist, Leitz hom. Imm. $^1/_{12}$, Oc. I.

Fig. 1. Ein Alveolus aus der Milchdrüse eines trächtigen Meerschweinchens. Im Lumen veränderte Leukocyten. Sublimat. Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 2. Meerschweinchen gleich nach dem Wurf. Mitosen aus der Milchdrüse; ebenso.
Fig. 3. Trächtiges Meerschweinchen. Leukocytenkerne im Epithel; ebenso.
Fig. 4. Meerschweinchen gleich nach dem Wurf. Eosinophile Zellen. Sublimat, Hämatoxylin, Orange, Eosin.
Fig. 5. Meerschweinchen gleich nach dem Wurf. Eine Alveole der Milchdrüse. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 6. Ebenso.
Fig. 7. Zellen mit Fettlöchern. Ebenso.
Fig. 8. Elemente des Colostrums, frisch, vom 14. Januar (s. Tabelle).
Fig. 9. Elemente des Colostrums, wie man sie auf Schnitten sieht. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 10. Verschiedene Formen von Leukocyten aus den Alveolen eines trächtigen Meerschweinchens. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 11. Aus einem Schnitt durch die Milchdrüse eines 10 Tage lang säugenden Meerschweinchens. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 12. Ebenso.
Fig. 13. Einzelne Epithelzellen eines 10 Tage lang säugenden Meerschweinchens. Ebenso.
Fig. 14. Einzelne Epithelzellen eines 7 Tage lang säugenden Meerschweinchens. Ebenso.
Fig. 15. Ein Alveolus aus der Milchdrüse eines 7 Tage lang säugenden Meerschweinchens, ebenso, nur a Hermann'sche Flüssigkeit, Heidenhain'sche Färbung.
Fig. 16. b Chromatolysen aus den Alveolen eines 7 Tage säugenden Meerschweinchens. a) normaler, freier Kern. c) Chromatolysen im Epithel. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin.
Fig. 17. Eosinophile Zellen aus der Milchdrüse eines Meerschweinchens, welches seit 5 Tagen nicht mehr säugt.

Fig. 18. Schnitt durch die Milchdrüse einer 2 Tage lang säugenden Maus. Leitz Obj. 4, Oc. I. Hermann'sche Flüssigkeit, ungefärbt.
Fig. 19. Epithelzellen aus der Milchdrüse derselben Maus. Sublimat, Hämatoxylin.
Fig. 20. Ein Alveolus von derselben Maus. Ebenso.
Fig. 21. Alveolen aus der Milchdrüse einer 8 Tage lang säugenden Maus. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Leitz Obj. 6, Oc. I.
Fig. 22. Mastzellen aus der Milchdrüse einer 2 Tage lang säugenden Maus. Sublimat, Thionin.
Fig. 23. Aus einem Schnitt durch die Milchdrüse einer Kuh. Sublimat, Hämatoxylin, Eosin. Leitz Obj. 4, Oc. 1.
Fig. 24. Aus einem Schnitt durch die Milchdrüse einer anderen Kuh. Ebenso.
Fig. 25. Ein einzelner Alveolus von derselben Kuh wie Fig. 23. Leitz 6, 1.

Helminthologische Beobachtungen.

Zur Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus Gmel.

Von

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Hierzu Tafel XXII.

Gordius aquaticus ist seit Hunderten von Jahren bekannt, Diesing citirt Thomas Cantapratensis und Albertus Magnus, der ihn im Jahre 1517 beschrieb, und doch sind die Acten über seine Entwicklung noch nicht geschlossen.

Mit der Entwicklung der Gordien überhaupt haben sich Grube[1]), Meissner[2]), Leidy[3]), Leydig[4]), v. Siebold[5]),

1) Archiv für Naturgeschichte Jahrg. XV, Berlin 1849, p. 374, tab. XII, Fig. 1—10.

2) Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. VII, Leipzig 1855, pag. 1—144, tab. I—VII.

3) Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia, tab. V, 1852. p. 98—100.

4) Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. IV, Leipzig 1853, pag. 385—387, tab. XIV, Fig. 7—8.

5) S. bei Diesing, Syst. helm. II.

Villot[1]), Camerano[2]) und Verf.[3]) beschäftigt und gefunden, dass man 4 Phasen unterscheiden muss: 1. Das Ei, 2. die anfangs frei im Wasser, dann eingekapselt lebende Embryonalform, 3. die parasitisch lebende Larve, 4. die frei im Wasser lebende Geschlechtsform.

Die Eiablage ist von Grube, Meissner, Villot, Camerano und vom Verf. beschrieben; die Embryonalentwicklung haben Grube, Meissner und Villot, besonders eingehend aber Camerano geschildert, welcher die beiden Richtungskörperchen darstellt, die beiden Pronuclei, die Chromosomen, die Spindeln, die Morula, das Prostoma, die Coelogastrula mit Epiblast, Hypoblast und dem von letzterem eingeschlossenen Hohlraum.

Funde der encystirten Embryonalform sind von Leydig und dem Verf., besonders zahlreich aber Villot mitgetheilt.

Die parasitisch lebenden Larven sind lange bekannt, besonders v. Siebold hat eine grosse Menge solcher Funde bekannt gemacht.

Damit war im Allgemeinen die Entwicklungsgeschichte klargelegt, es blieb nur übrig, den Entwicklungsgang der einzelnen Arten zu verfolgen und zu ergründen, in welchen Thieren die Embryonalform und in welchen die Larven leben, und wenigstens für eine Art, Gordius tolosanus Duj., ist es mir gelungen, die Zwischenwirthe zu finden; ich fand in einem und demselben Tümpel Wasserlarven von Sialis lutaria und Cloëon dipterum, welche die eingekapselte Embryonalform enthielt, ferner auf dem Wasser schwimmende Käfer, Pterostichus niger, in denen sich Larven fanden, endlich die Geschlechtsform frei im Wasser. Im

1) Arch. zool. expérim. et génér. t. III, Paris 1874, pag. 39—72, 81—238, tab. I, II, VI, VIa, VII, VIIa—X. — Ann. sc. nat. zool. 1887, 6. sér., t. II, XI, 14, art. 3, pag. 1—44, tab. 4—5. — Zool. Anzeig. 1884, Nr. 160. — Ann. sc. nat. Zool. 1891, 7. sér. t. II, XI, 26, art. 7, pag. 329 bis 401, tab. 14—16.

2) Memor. R. Accad. sc. Torino sér. II. t. XL, 1889, pag. 1—21, tab. I—II.

3) Archiv für Naturgesch. 1877, I, pag. 3—5, tab. I, Fig. 4—6. — Centralbl. für Bacter. und Parasitenk. IX, Jena 1891, Nr. 23, pag. 760—762. — Archiv für mikrosk. Anat. XXXIV, Bonn 1889, pag. 248—268, tab. XIV—XV. — Das. XXXVII, 1891, pag. 239—244, tab. XII. — Das. XXXIX, 1892. pag. 329—330, tab. XV, Fig. 14.

April wurden im Ganzen 49 Käfer aus dem Wasser gefischt, von denen 10 die Larve enthielten; eine derselben war Nachts aus dem Käfer herausgetreten und lag am andern Morgen neben demselben im Wasser.

Angesichts dieser Resultate erklärt Vejdovsky[1]): „In der allerletzten Zeit sind nun thatsächlich einige Arbeiten erschienen, welche dem Titel nach die Entwicklungsgeschichte der Goordiiden behandeln sollen, indessen haben dieselben zur Lösung der betreffenden Fragen so viel als nichts beigetragen, nebstdem aber für die Deutung der in Rede stehenden Thiergruppe neue Verwirrungen gebracht.“ Diesen Ausspruch näher zu beleuchten halte ich nicht für nöthig.

Vejdovsky nennt die grossen parasitischen Larven „junge Thiere“, weil die Geschlechtsorgane in ihnen weit entwickelt sind und gebraucht den Ausdruck „Larven“ für die eingekapselte Embryonalform; er sieht sich gestützt auf seine Darstellung veranlasst, Villot's und meine Deutung „definitiv zurückzuweisen“.

Man ist wohl im Allgemeinen klar darüber, was als die Larve eines Helminthen zu bezeichnen ist; es sind die jugendlichen Formen, welche in der Regel ein anderes Thier bewohnen als das Geschlechtsthier und sich nicht fortpflanzen, nicht weil sie ohne alle Geschlechtsorgane wären, was allerdings auch oft der Fall ist, sondern weil die Geschlechtsorgane, wenn sie vorhanden sind, noch nicht functioniren.

In allen 4 Ordnungen der Helminthen beobachten wir Larven, welche fast bis zur Reife entwickelte Geschlechtsorgane zeigen; bei den Nemathelminthen sind es besonders die Gattungen Gordius und Mermis, bei den Acanthocephalen habe ich Larven von Echinorhynchus angustatus in Asellus aquaticus beobachtet, deren Geschlechtsorgane so weit entwickelt waren, dass sie sich von geschlechtsreifen Thieren aus Fischen kaum unterschieden; man findet unter den Trematoden eingekapselte Distomum-Larven mit völlig entwickelten Geschlechtsorganen, und unter den Cestoden erinnere ich an Bothriocephalus ligula, dessen in der Bauchhöhle von Fischen lebende Larven so weit entwickelte Geschlechts-

1) Organogenie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII, Heft 4, Leipzig 1894, pag. 642—703, tab. XXVII—XXX.

organe haben, dass die Eiablage schon 24 Stunden nach der Ueberführung in den Darm eines Vogels beginnt. Alle diese Formen sind nach der üblichen Bezeichnung Larven; die Gordien entbehren, wenn sie als Embryonalform in einen Käfer oder eine Heuschrecke gelangen, zuerst völlig der Geschlechtsorgane; was bei Dipteren als Larve und was als Imago zu bezeichnen ist, wird auch Vejdovsky nicht zweifelhaft sein; hier beobachtet man aber sogar sich fortpflanzende Larven; ich erinnere an die Paedogenesis von Miastor metralous.

Dass ein und derselbe Helminth nach einander erst den einen, dann in einem weiter entwickelten Larvenstadium einen anderen Zwischenwirth bewohnt, ist nichts seltenes; leben doch die Distomen als Cercarien-bildende Redien oder Sporocysten erst in einem Mollusk, dann als eingekapselte Distomum-Larve in einem anderen Thier und endlich als Geschlechtsform in einem dritten Wirth.

Zahlreiche und interessante Funde, Gordius-Larven betreffend, hat Villot gemacht, dieselben aber in einer Weise gedeutet, welche von meiner Anschauungsweise weit abweicht.

Die Schlüsse, welche Villot aus seinen Beobachtungen zieht, lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: Die Embryonalform von Gordius bohrt sich in das erste beste Thier ein, welches ihr in den Weg kommt; es können sein Insekten, Mollusken, Fische, in denen sie sich encystirt; in diesem Thiere werden die Gordien auch zu den grossen Larven; die Encystirung der Embryonalform ist zur Entwicklung nicht erforderlich; specielle Zwischenwirthe haben die einzelnen Gordius-Arten nicht. Zu dieser Ansicht ist Villot gekommen durch die Funde von eingekapselten Embryonalformen in Rana temporaria (Leydig), Tanypus, Corethra, Chironomus, Nephelis octoculata, Planorbis, Lymnaea, Hydrophilus piceus, Cobitis barbatula, Phoxinus laevis, Petromyzon Planeri, welche er sämmtlich auf Gordius aquaticus zurückführt.

Die Gegend, in welcher Villot lebt, muss sehr reich an Gordien sein, denn er führt nicht weniger als 7 Arten an, welche er beobachtet hat, Gordius affinis, pustulosus, tolosanus, grationopolensis, violaceus, alpestris und aquaticus; er meint, die Art schon in der Embryonalform unterscheiden zu können; bei einem so winzig kleinen Thier, nur ausgezeichnet durch einen Bohr-

cylinder und dahinter 2 oder 3 Kränzen von Dornen, halte ich es nicht für möglich, dass schon die Embryonalformen sichere Unterscheidungsmerkmale bieten sollten, um so weniger, als wir bereits 75 Arten kennen, deren es sicher noch viel mehr giebt.

Ich glaube daher, dass die Zwischenwirthe, welche Villot anführt, sich nicht auf eine Art, sondern vielleicht auf 6 beziehen; als Wirth der Embryonalform habe ich bei Göttingen für Gordius aquaticus Petromyzon Planeri gefunden, und glaube dass die Dipterenlarven Zwischenwirthe für eine zweite, Hydrophilus piceus für eine dritte, Planorbis und Lymnaea für eine vierte, Nephelis octoculata für eine fünfte und Rana temporaria für eine sechste Art ist. Die von mir in Lymnaea gefundene Embryonalform gehört, wie ich mich jetzt überzeugt habe, nicht zu Gordius aquaticus, ebensowenig die von Leydig im Mesenterium von Rana temporaria gefundene, wenn dieselbe nur annähernd richtig gezeichnet ist; der Bohrcylinder ist hier viel länger als bei Gordius aquaticus, denn er nimmt $^1/_5$—$^1/_6$ der Körperlänge ein, bei Gordius aquaticus nach Villot's Zeichnung $^1/_9$, bei Gordius tolosanus $^1/_3$—$^1/_4$.

Die Helminthen sind in Bezug auf ihre Wohnthiere ausserordentlich wählerisch; man kennt keine Art, die zugleich in einem Vogel und Säugethier lebte; wenn eine Art in demselben Entwicklungsstande mehrere Thierarten bewohnt, so stehen sie nahe zusammen im System, und manche bewohnen nur eine einzige Thierspecies.

Daher scheint mir Villot's Auffassung sehr unwahrscheinlich, und ich halte sie für nicht bewiesen. Das Vorkommen von Gordius Larven im Darm von Fischen und Vögeln ist leicht erklärt; sie sind gefunden in Thymallus vexillifer, Aspius rapax und Trutta fario, Fischen, welche mit Vorliebe Insekten fressen, so dass sie leicht einen Käfer verschlingen können, welcher eine Gordius-Larve enthält; auch das Vorkommen eines Gordius im Darm von Otis Macqueeni habe ich beschrieben, eines Vogels, der gern Käfer und Heuschrecken frisst.

In den Menschen gelangen die Gordien mit dem Trinkwasser; man kennt eine ganze Reihe solcher Vorkommnisse, welche von Blanchard[1]) zusammengestellt sind und noch später

1) R. Blanchard, Vers. in Dictionnaire encyclopédique des sciences médicales, ser. 5, t. III, Paris 1888, pag. 39–41.

durch Mittheilung anderer Autoren vermehrt sind, wie Cerruti und Camerano; auch unter den Exemplaren der Göttinger Sammlung ist ein Exemplar bezeichnet „aus einer Frau in Kurland"; in Ratzeburg wurde mir an einem Morgen aus dem Wachtlokal der Soldaten eine Wasser-Flasche gebracht, in welchem sich ein Gordius aquaticus bewegte; leicht hätte ein Soldat Nachts im Dunkeln denselben mit einem Glase Wasser trinken können, und unter den aus Königsberg geschickten Exemplaren war ein Glas bezeichnet mit: „aus der Königsberger Wasserleitung".

Wenn meine Vermuthung richtig ist, dass Villot die Embryonalform nicht von einer, sondern von sechs Gordius-Arten gefunden hat, so lässt sich daraus auch das Misslingen seiner Fütterungsversuche erklären.

Gordius aquaticus Lin. (Fig. 1—3.)

Synom.[1]): Gordius robustus Leidy, lineatus Leidy, fasciatus Baird, seta Diesing, subspiralis Diesing, setiger Schneider, impressus Schneider, inermis Kessler, subareolatus Villot, Villoti Rosa, emarginatus Villot, Perroneiti Camerano, Rosae Camerano, Doriae Camerano.

Von den 5 in Deutschland vorkommenden Gordiiden, Gordius aquaticus Lin., G. tolosanus Duj., G. pustulosus Baird, G. violaceus Baird und Chordodes tricuspidatus Dufour kommen nur die beiden ersten bei Göttingen vor; Gordius tolosanus ist hier in einigen Jahren so häufig, dass man hundert und mehr Exemplare sammeln kann; er lebt in Tümpeln und Wiesenbächen; Gordius aquaticus lebt in der Leine und scheint selten zu sein, wenigstens ist er, vielleicht in Folge seines schwer zugänglichen Aufenthalts am Grunde des Flussbettes nur schwer zu erlangen. Ich besitze auch Exemplare aus der Elbe bei Hamburg und aus der Gegend von Braunschweig von letzterer Art. Die Embryonalform fand ich nach langem vergeblichen Suchen eingekapselt in der Darmrand eines in der Leine gefangenen Exemplars von Ammocoetes branchialis, der Larve von Petromyzon Planeri, wo auch Villot sie gefunden hat. Sie liegt in nicht scharf begrenz-

1) Nach F. Römer, Beitrag zur Systematik der Gordiiden. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. XXIII, Heft II, Frankfurt a. M. 1896, pag. 258—260.

ten, bindegewebigen Kapseln von 0,16 mm Grösse, welche kugelförmig sind (Fig. 2); die Larve ist 0,143 mm lang und 0,021 mm breit; der cylindrische, von 3 Stäben gestützte Bohrapparat (Fig. 3) ist 0,0156 mm lang; die Stäbe zeigen vorn feine Querlinien; dahinter liegen 3 Kränze von je 6 Haken (Fig. 3), welche an die erinnern, welche man an dem sogenannten Halse mancher Echinochynchen findet. Der Bohrcylinder entspricht also etwa $^1/_9$ der Körperlänge; der Leib liegt in der Kapsel hakenförmig gekrümmt. Dass diese Form zu G. aquaticus gehört, kann nicht zweifelhaft sein, denn in hiesiger Gegend kommen, wie gesagt, nur G. aquaticus und G. tolosanus vor, und die Embryonalform der letzteren Art ist von dieser leicht zu unterscheiden: vermuthlich gehören die Embryonalformen, welche Villot in der Darmrand von Cobitis barbatula und Phoxinus laevis fand, auch hierher. Um zu erfahren, in welchen Wirthen an anderen Orten die Larven von Gordius aquaticus gefunden sind, erbat ich mir Präparate der Sammlungen in Göttingen, Greifswald, Königsberg, München und Wien, und in der liebenswürdigsten Weise sandten mir die Herren Geheimräthe und Professoren Ehlers, Müller, Braun, Hertwig und v. Marenzeller ein reiches Material, wofür ich in dieser Stelle noch einmal verbindlichst danke. Jedes Exemplar der Gordius-Larven wurde sorgfältig bestimmt; die mit v. Siebold[1]) bezeichneten Namen sind dessen Aufzählung der Wohnthiere der Larven von Gordius aquaticus entnommen.

Heuschrecken:

Locusta viridissima Lin. (Wien).
Locusta viridissima Lin. (Wien).
Locusta viridissima Lin. (v. Siebold).
Locusta cantans Charp. (Wien).
Locusta hemitogia (? = Hemisaga) (Wien).
Locusta spe.? (Wien).
Mantis religiosa Lin. (Wien).
Thamnotrizon apterus Fabr. (Wien).
Decticus verrucivorus Lin. (Wien).
Decticus verrucivorus Lin. (München).
Gomphocerus viridulus Ch. (v. Siebold).

1) Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. VII, 1855, pag. 143—144.

Laufkäfer:

Omaseus melas Creutz. (v. Siebold).
Feronia melanaria Ill. (v. Siebold).
Carabus violaceus Fabr. (v. Siebold).
Calathus cisteloides Panz. (Göttingen).
Procrustes coriaceus Lin. (Greifswald).
Procrustes coriaceus Lin. (Göttingen).

Schwimmkäfer:

Dytiscus marginalis Lin. (Königsberg).
Dytiscus marginalis Lin. (Larve) (Greifswald).
Dytiscus marginalis Lin. (Larve) (München).

Schwierig ist die Frage zu beantworten, wie die landbewohnenden Laufkäfer und Heuschrecken in die Lage kommen, kleine Fische zu fressen. Vermuthlich sind es nur ganz kleine, junge Exemplare dieser Fische, welche dann die Beute von Raubinsekten werden können, wenn die Flüsse mit kleinen Wassermassen abgelassen werden, was bei der Leine in Göttingen in jedem Sommer mehrere Male geschieht, oder wenn sie in dürren Sommern versiegen. Dass in diesen Landinsekten Gordien gefunden werden, deren erste Entwicklungszustände im Wasser ablaufen, ist nun einmal eine Thatsache, und Villot's Erklärung, das die Gordius-Embryonen durch Ueberschwemmungen von Wiesen zu den Landkäfern und Heuschrecken gelangen, halte ich nicht für zutreffend, denn die Gordius-Embryonen können nur im Wasser leben, der Luft ausgesetzt sterben sie, und die Landinsekten können wohl von einem auf der Oberfläche des Schlammes liegenden Thiere fressen, begeben sich aber nicht in das tiefe Wasser, so dass in diesem lebende Thiere in sie hineindringen könnten. Dass die sogenannten Laubheuschrecken theilweise oder grösstentheils von animalischer Kost leben und Raubinsekten sind, ist bekannt. Die angeführten Käfer leben alle ausschliesslich von animalischer Kost. Auch in tropischen Ländern sind besonders häufig Heuschrecken als Wirthe von Gordius-Larven gefunden, so dass man bereits 43 Heuschrecken-Arten kennt, welche Gordius-Larven beherbergten.

Der alte Rösel[1]) schon hatte beobachtet, dass die Heu-

1) Der monatlich-herausgegebenen Insekten-Belustigung zweyter Theil, Nürnberg 1749, Heuschrecken, pag. 57—58.

schrecken vielfach von Gordien bewohnt werden; über Decticus verrucivorus sagt er: „An dem sogenannten Zwirn-Wurm haben sie einen innerlichen Feind: Dieser wird zuweilen eine Vierthel-Ellenlang in ihnen angetroffen, hat aber dabey nur die Dicke eines Zwirn-Fadens und zehrt sie so aus, dass sie vielmals, vor der ihnen sonst bestimmten Zeit, ihr Leben endigen müssen."

Am leichtesten erklärlich scheint es, dass die Larve von Gordius aquaticus in Dytiscus marginalis gefunden wird, der ein Wasserbewohner ist, aber gerade hier bietet sich der Erklärung eine neue Schwierigkeit, denn es handelt sich nicht nur um den Käfer, sondern auch um seine Larve, und diese hat keine Mundöffnung. Vorn am Kopfe stehen grosse Zangen, in denen ein Kanal verläuft; an den Spitzen der Zangen öffnet er sich und durch diese Zangen, welche in das Beutethier geschlagen werden, saugt die Larve ihre Nahrung ein. Nagel[1]) fand, dass aus den Spitzen der Zangen ein Tröpfchen einer dunkel graubraunen Flüssigkeit fliesst, wenn die Larve ihre Beute erfasst hat; diese Flüssigkeit muss eine Giftwirkung für die Beutethiere haben, denn schon nach einer Minute werden die ergriffenen Thiere gelähmt und getödtet; aber auch eine erweichende Wirkung, denn die Dytiscus-Larve saugt ihre Beutethiere völlig aus, so dass bei Insekten nur die Chitinhülle übrig bleibt. So kann sie auch Organe durch die Zangen aufsaugen, in denen die Embryonalform von Gordius eingekapselt ist; die räumlichen Verhältnisse gestatten es, denn das Lumen des Kanals der Zangen ist an der Spitze 0,118 mm, weiter nach der Basis hin 0,316 mm breit.

Während viele Thiere, Amphibien und Insekten, ihr Ei- und Larven-Stadium im Wasser, das geschlechtsreife aber in der Luft verbringen, haben wir bei Gordius den wunderbaren Entwickelungsgang, dass die Thiere während des Ei- und Embryonal-, sowie des Stadiums der geschlechtlichen Fortpflanzung im Wasser leben, dass aber in die Mitte ihrer Lebens- und Entwicklungsperiode eine Zeit eingeschoben ist, welche sie, wenn sie als Larven in Laufkäfern und Heuschrecken leben, in der Luft zubringen.

Ist es schon schwer zu erklären, wie die ausschliesslich in der Luft lebenden Laufkäfer und Heuschrecken sich mit der im

1) Biologisches Centralblatt, Bd. 16, 1896, p. 51—57, 103—112.

Wasser lebenden Embryonalform der Gordien inficiren, so ist doch die Art und Weise, wie die Gordius-Larven aus diesen wieder in's Wasser gelangen, noch viel merkwürdiger.

Für die Larven von Gordius tolosanus habe ich gezeigt, dass sie dadurch im April in die Wiesengräben kommen, dass Laufkäfer, Pterostichus niger und Harpalus hirtipes massenhaft auf der Oberfläche des Wassers schwimmen, wo die Gordius-Larven aus ihnen heraus in's Wasser gelangen; was die Käfer in's Wasser treibt, weiss ich nicht, aber die Thatsache steht fest.

Für Gordius aquaticus hat v. Siebold[1]) dasselbe gefunden; er sagt: „Da ich wusste, dass ich es hier mit ausgewanderten Parasiten zu thun hatte, so sah ich mich in der Umgebung des Fundortes dieser Würmer nach ihren ehemaligen Wohnthieren um, und konnte auch verschiedene Carabiden in jenem Thal bemerken, von denen mehrere im Wasser ertrunken lagen; ich brach allen diesen Käfern den Hinterleib auf und erhielt wirklich aus einer Feronia melanaria einen männlichen Gordius aquaticus."

Noch merkwürdiger aber ist das, was wir über das Gelangen der Larven in's Wasser aus den Orthopteren erfahren.

Ich wiederhole hier, was ich[2]) über einen Aufsatz von Mc' Cook[3]) berichtete:

Conger bemerkte, dass in einem von zahlreichen Heimchen (Cricket, Gryllus domesticus) bewohnten Hause im Wassereimer häufig Gordien gefunden wurden, während das Wasser beim Hereintragen frei von solchen war. Um diese Erscheinung zu ergründen, legte man sich auf's Beobachten und sah, wie ein dickbäuchiges Heimchen an dem Eimer in die Höhe kletterte, das Ende des Hinterleibes unter die Wasseroberfläche tauchte und nach heftigem Drängen eine schwarze Masse in's Wasser fallen liess, die zu Boden sank und sich auseinanderwirbelnd als ein Gordius erwies. Das Heimchen war nach diesem Act so erschöpft, dass es kaum gehen konnte; diese Beobachtung wurde oft wiederholt und fand man, dass, wenn ein dickbäuchiges Heim-

1) Zeitschr. für wissensch. Zoolog. VII, 1855, pag. 141.

2) Bericht über die Leistungen in der Naturgesch. d. Eingeweidewürmer im Jahre 1884, pag. 736.

3) Proceed. Acad. nat. sc. Philadelphia 1884, pag. 293—294.

chen ergriffen und am Hinterleibe gedrückt wurde, derselbe dicht vor der Aftermündung barst und einen Gordius austreten liess.

Die Cuticula von Gordius aquaticus (Fig. 1) zeigt dunkle, sich im Winkel von etwa 60 resp. 120 Grad kreuzende Linien, welche in Abständen von 0,039—0,052 mm Rhomben abgrenzen, aber nicht in der obersten Hautschicht, sondern in der Tiefe liegen. Die Grenzmembran oder die äusserste Hautschicht kann dreierlei Gebilde zeigen: 1. 0,0104 mm grosse helle Ringe in einem hellen Hofe, 2. oft nur schwer erkennbare, undeutliche polygonale Areolen von 0,011—0,013 mm Grösse und endlich 3. kleine Borsten, die 0,020—0,26 mm lang und 0,001 mm breit sind. Nicht nur das eine oder andere dieser Merkmale, sondern auch sämmtliche können fehlen, so dass die Haut dann völlig glatt und zeichnungslos ist, und dieser Umstand erklärt die zahlreichen Synonyme. Charakteristisch ist für das Männchen eine halbmondförmige Hautfalte hinter der Cloaken-Oeffnung.

Gordius tolosanus Duj.

Synom.: Gordius subbifurcus.

Die Embryonalform habe ich, wie bemerkt, in den Larven von Sialis lutaria und Cloëon dipterum gefunden, Meissner liess sie experimentell in die von Ephemera vulgata einwandern.

Die Larven sind gefunden in

Laufkäfern:

Pelor blaptoides Creutz. (Wien).
Pelor blaptoides Creutz. (v. Siebold).
Harpalus pubescens Müll. (Wien).
Harpalus pubescens Müll. (Wien).
Harpalus hirtipes Panz. (Göttingen).
Harpalus hottentota Duft. (v. Siebold).
Carabus morbillosus Fabr. (Wien).
Carabus violaceus Lin. (München).
Carabus hortensis Fab. (v. Siebold).
Calathus cisteloides Illig. (Wien).
Calathus cisteloïdes Illig. (v. Siebold).
Poecilus lepidus Fab. (v. Siebold).
Omaseus melas Creutz. (v. Siebold).
Molops elatus Fab. (v. Siebold).

Feronia melanaria Illig. (v. Siebold).
Feronia metallica Fab. (v. Siebold).
Pterostichus niger Schaller (10 von mir bei Göttingen gefundene Exemplare).
Pterostichus niger Schaller (Königsberg).
Pterostichus nigritus Fab. (v. Siebold).
Pterostichus melas Creutz (Wien).
Procrustes coriaceus Fab. (v. Siebold).

Schwimmkäfern:
Dytiscus marginalis (Lin.) (Wien).

Phryganiden:
Stenophylax latipennis Curt. (Larve) (München).

Die Art ist von Gordius aquaticus leicht durch die dichtgedrängten, 0,018—0,026 mm grossen Erhabenheiten der Cuticula zu unterscheiden, welche von einem Kranz glänzender Kügelchen eingefasst werden und an ein Strassenpflaster erinnern.

Wenn Villot meint, dass die Gordius-Embryonalform in das erste beste Wasserthier einwandert, so trifft das für diese Art nicht zu, denn dieselbe ist hier in einzelnen Jahren sehr häufig, vergebens aber habe ich tausende von Wasserthieren nach ihr durchsucht, bis ich nach jahrelangen vergeblichen Forschungen endlich fand, dass sie in Neuropteren-Larven wohne.

Dass die Larven in allen beliebigen Thieren leben können, halte ich ebenfalls nicht für richtig, denn wir sehen, dass unter den Larvenwirthen für Gordius tolosanus die Heuschrecken gänzlich fehlen; es herrscht also auch hier eine Regel, und wir kennen eine Reihe von Gordien, deren Larven regelmässig nur in einer einzigen Heuschrecken- oder Käferart gefunden werden.

Interessant ist, dass unter den Wirthen der Larven von Gordius tolosanus auch eine Phryganiden-Larve vorkommt.

Die Phryganiden-Larven leben theils von Pflanzen, theils von animalischer Kost. Rösel[1]) berichtet über die Larven von Limnophilus rhombicus: „Ich wollte mir einsten eine ziemliche Menge dieser Raupen sammeln, um meine Untersuchungen mit solchen anzustellen, da geschahe nun aber, dass ich nebst ihnen auch ein kleines Fischlein, so etwann einen Zoll lang war, mit

1) l. c. Der Wasser-Insekten zweyte Klasse, pag. 73.

meinem Hämlein aus dem Wasser zog. Kaum aber hatte ich die Raupen nebst selbigem in eine Flasche gethan, und kaum hatten sich solche von der Unruhe, in welche sie durch mich gesetzet worden, erholet, so fielen bereits etliche das Fischlein an, hielten solches auch mit ihren scharfen Klauen so veste, dass es kaum im Stande war sich mehr zu bewegen; ja in einer Stunde war es bereits so aufgezehret, dass wenig oder nichts davon überbliebe."

So kennen wir denn als Wirthe der Gordius-Larven nur Thiere, welche entweder ganz oder theilweise von animalischer Kost leben; ausschliesslich Herbivore beherbergen keine Gordius-Larven; v. Siebold, von welchem die unrichtige Angabe stammt, dass Gordius-Larven in Raupen und Schmetterlingen vorkommen, hat diesen Irrthum selbst[1]) berichtigt, und angegeben, dass es sich um Mermis handele, wie auch in der Münchener Sammlung keine Gordien aus Raupen und Schmetterlingen vorhanden waren[2]). Die meisten Mermis-Arten sind Erdbewohner und die Embryonen bohren sich in an der Erde lebende Insekten ein, in denen sie zu grossen Larven heranwachsen; sie haben nur einen Zwischenwirth; dasselbe dürfte bei den im Wasser lebenden Arten der Fall sein. Die Gordien leben im Wasser; sie haben zwei Zwischenwirthe; der erste beherbergt die Embryonalform und lebt im Wasser, der zweite die Larven und ist meistens ein Landthier.

Oxyuris biuncinata n. sp. (Fig. 4.)

Im Darm von Ammocoetes branchialis, der Larve von Petromyzon Planeri, lebt eine Oxyuris, die ich nur im weiblichen Geschlecht beobachten konnte; es ist die einzige Art ihrer Gattung, welche in einem Fische gefunden ist. Die Länge beträgt 2,05 mm, die Breite 0,44 mm; der Oesophagus, welcher $^1/_{4,2}$ der Gesammtlänge einnimmt, zeigt am Ende einen starken, kugelförmigen Bulbus mit Ventilklappen; die Cuticula ist sehr breit, ihre Dicke beträgt $^1/_{10}$ des Körperdurchmessers, sie ist in Abständen von 0,015 mm quergeringelt, und zwar steht in der Mitte zwischen zwei Ringeln immer eine schwächer markirte Linie. Die Vulva theilt den Körper so, dass der durch sie gebildete vordere Körper-

1) Zeitschr. für wissensch. Zoolog. VII, 1855, pag. 144.

2) So erwies sich auch ein mit „Gordius aus einer Raupe" bezeichnetes Präparat der Königsberger Sammlung als die Larve von Mermis albicans.

abschnitt sich zum hinteren verhält wie 24 : 35. Die grossen Eier sind 0,096 mm lang und 0,054 mm breit und in der Eischale bewegt sich lebhaft ein schlanker Embryo. Das Schwanzende ist auffallend lang, denn es macht $^1/_{2,4}$ der ganzen Länge aus; es ist pfriemenförmig zugespitzt, und an der Grenze zwischen 1. und 2. Drittel steht jederseits ein kleiner Dorn (Fig. 4).

Ascaris Myxines n. sp. (Fig. 5.)

Herr Professor Dr. F. Blochmann hatte die Freundlichkeit, mir eine grosse Ascaris-Larve zur Beschreibung zu schicken, welche er in einer Cyste der Darmwand von Myxine glutinosa, etwa 3 cm vom After entfernt gefunden hatte; der Fisch war bei Kvaerenfjord in 100 Faden Tiefe gefangen, und unter 200 Exemplaren enthielt nur eins den Parasiten; in Myxine glutinosa ist noch niemals ein Helminth beobachtet.

Obgleich noch Larve erreicht der Nematode die ansehnliche Länge von 21,24 mm, die Breite beträgt 0,32 mm; der Oesophagus nimmt $\frac{1}{8,8}$, der Schwanz nur $\frac{1}{272}$ der ganzen Länge ein; am Kopfende erkennt man noch den kegelförmigen Leohrzahn, während unter der Haut die Anlagen der Lippen bereits sichtbar sind.

Ascaris Ammocoetis v. L.

In der Darmwand von Ammocoetes branchialis aus der Leine bei Göttingen fand ich massenhaft Cysten, welche kleine Ascaris-Larven enthielten, in denen ich dieselbe Form wiedererkannte, welche ich[1]) nach einem Präparat beschrieben hatte, das Herr Dr. Giglio-Tos mir aus Turin zugesandt hatte. Die Cysten sind schon dem unbewaffneten Auge sichtbar; bei den älteren ist der Inhalt gelb, aussen liegt eine helle, nach aussen von dieser eine dunkle Hülle; die Grösse steigt bis 0,88 mm; durchschnittlich messen sie 0,37 mm. Im Innern einer jeden Cyste liegen 1—7 Ascaris-Larven, welche im Mittel 0,56 mm lang und 0,026 mm breit sind; der Oesophagus misst $^1/_6$ der ganzen Länge; in den Seitenlinien verläuft eine Kante.

---

1) Dieses Archiv XXXXVIII, 1896, pag. 375.

Spiroptera Mugientis n. sp. (Fig. 6—7.)

Die Gelegenheit, die hier beschriebenen Nematoden zu untersuchen, verdanke ich der Güte des Herrn Dr. F. Römer in Jena, welcher sie in 11 mm langen und 7 mm breiten Cysten aussen am Magen und Darm von Rana mugiens aus Nordamerika fand. Die Nematoden erwiesen sich als grosse Larven einer Spiroptera; das grösste Exemplar ist 52,8 mm lang und 0,79 mm breit; am Kopfende stehen 4 rundliche Erhabenheiten, deren Scheitel wieder rundlich vorgewölbt ist (Fig. 6); sie umgeben eine dreiseitige Mundöffnung, und nach aussen vor den 4 Erhabenheiten stehen 6 Papillen, 4 in den Submedianlinien, 1 in der Dorsal- und 1 in der Ventrallinie; der Oesophagus nimmt $^1/_{13}$ der Gesammtlänge ein, das kurze Schwanzende nur $^1/_{60}$, und an seinem Ende steht ein 0,16 mm langer, feiner griffelförmiger Fortsatz.

Cercaria ericetorum n. sp. (Fig. 8.)

Anfang September fand ich an längs einer Chaussée gepflanzten Obstbäumen zahlreiche Exemplare von Xerophilus ericetorum Müller, und in einem derselben massenhafte Sporocysten mit Cercarien. Erstere sind unbeweglich und 0,99—1,97 mm lang und 0,24—0,27 mm breit. Die Cercarien machen selten und träge Bewegungen. Die Haut ist sehr fein, nur 0,0015 mm stark und unbedornt. Der Körper hat einen Schwanzanhang, der nicht scharf gegen den Körper abgesetzt ist; ersterer ist 0,32 mm lang und 0,13 mm breit, letzterer misst 0,17 mm und 0,06 mm. Der 0,078 mm grosse Mundsaugnapf ist ohne Bohrstachel, der Bauchsaugnapf misst etwas weniger, 0,070 mm; ein Darm ist nicht erkennbar, ebenso wenig sind Geschlechtsorgane und Gefässe sichtbar; am Hinterende des Körpers, wo der Schwanz mit dem Körper verbunden ist, erkennt man 2 nach hinten convergirende stabförmige Gebilde (Fig. 8). An der Rückenseite des Mundsaugnapfes liegt jederseits eine Gruppe von Drüsen, deren Hinterrand mit dem des Saugnapfes abschneidet; in der Seitenlage sind Mund- und Bauchsaugnapf prominent.

Der Fundort ist eine dürre, schattenlose Höhe südlich von Göttingen, nach der Diemarder Warte, und Xerophila lebt auf trocknen Abhängen, dürren Haiden und trocknen, kurzgrasigen Wiesen, also an Orten, denen das Wasser fehlt, was auch für

diesen Fundort zutrifft, und da muss gefragt werden, welche Bedeutung für die Cercarie der Ruderschwanz haben mag, da ihr scheinbar jede Gelegenheit, in's Wasser zu gelangen fehlt; höchstens könnte sie in eine bald wieder austrocknende Regenpfütze gerathen. Dieselbe Frage habe ich schon früher bei einer langgeschwänzten Cercaria aufgeworfen, die ich in Zebrina detrita auf dem Gipfel des kahlen, dürren Frauenberges bei Sondershausen fand.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1—3. Gordius aquaticus. 1. Cuticula, Aussenfläche. 2. Embryonalform aus Ammocoetes branchialis. 3. Deren Bohrapparat.
Fig. 4. Schwanzende von Oxyuris biuncinata.
Fig. 5. Kopfende von Ascaris Myxines.
Fig. 6—7. Kopfende von Spiroptera Mugientis. 6. Von der Seite. 7. Von der Scheitelfläche.
Fig. 8. Cercaria ericetorum.

Zusatz.

Während des Druckes dieser Arbeit erhielt ich ein neues Werk Camerano's[1]), Monografia dei Gordii, in welchem auch die Entwicklung derselben behandelt wird. Camerano schliesst sich ganz den Ansichten Villot's an; er unterscheidet das Ei- und Larvenstadium, womit das embryonale gemeint ist, und ferner das jugendliche und erwachsene; auch Camerano meint, dass die einzelnen Gordius-Arten keine speciellen Wirthe haben und normaler Weise seien sie Parasiten der Insekten; in der Regel machen sie den ganzen Entwicklungsgang in einem einzigen Wirth durch; die embryonale Larve kann sich in Wasserthieren aller Ordnungen einbohren; kapseln sie sich hier ein, so gehen sie unter und sind für die Weiterentwicklung verloren und eine Infection von Käfern und Heuschrecken mit Gordien

1) Memorie Reale Accad. science Torino 1896/97, sér. II, t. XLVII, Torino 1897, pag. 339—419, tab. I—III.

durch Wasserthiere, welche die eingekapselte Embryonalform enthalten, findet nicht statt.

Um den Entwicklungsgang der Gordien klarzulegen, muss man den der einzelnen Arten auffinden und dann in inductiver Weise von den einzelnen Fällen auf die allgemeine Regel schliessen; Camerano aber zählt alle Thiere auf, in welchen Gordien in allen Entwicklungsphasen gefunden sind, und wenn er unter diesen auch Wirbelthiere, Amphibien, Vögel, Säugethiere und den Menschen nennt, welche er für wahre Wirthe hält, und so deductiv auf die Entwicklung der Arten schliesst, so heisst das die Frage verwirren statt sie zu lösen.

In insektenfressende Fische und Vögel können leicht die grossen Gordius-Larven gelangen, wenn sie Käfer und Heuschrecken fressen, welche solche beherbergen; Menschen aber trinken ohne es zu bemerken Wasser, in welchem sich ein Gordius befindet, und Blanchard schildert, dass ein junger Mann beim Wassertrinken einen Kitzel im Halse verspürte und mit den Fingern einen noch lebenden Gordius aus dem Schlunde zog, wie schon wiederholt Gordien in Brunnen, Eimern, Tonnen und Wasserleitungen gefunden sind. Camerano aber hält einen Gordius im Menschen nicht für einen Pseudoparasiten, sondern meint, eine embryonale Larve könne im Menschen sehr wohl zum grossen Thier heranwachsen. Dass die im Wasser lebende Embryonalform von Gordius ohne Vermittelung eines Wasserthieres, welches den Zwischenwirth abgiebt, in die auf dem Lande lebenden Laufkäfer und Heuschrecken gelangen sollte, um sich in ihnen direkt zu entwickeln, ist ganz ausgeschlossen.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.)

Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata.

Die weiblichen Geschlechtsorgane.

Von

Dr. Gakutaro Osawa aus Japan.

Hierzu Tafel XXIII, XXIV u. XXV.

In meiner früheren Arbeit „Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata — dieses Arch. Bd. XXXXIX 1897" habe ich nur über die Verhältnisse beim männlichen Thiere zu berichten vermocht. Dank der grossen Freigebigkeit von Professor J. Jeffery Parker, der dem anatomischen Institut zu Freiburg i. B. weitere Exemplare von Hatteria zu überlassen die Güte hatte, war ich nachträglich in der Lage, auch die weiblichen Geschlechtsorgane untersuchen zu können. Mir standen zwei in Alkohol erhärtete Exemplare zur Verfügung. Das eine war 36 cm lang und hatte im Ovarium 1—2 cm im Durchmesser messende grosse Eier, während sich beim zweiten 32 cm langen Thier nur lauter kleine Ovarialeier vorfanden. Das Material war zu meinem grossen Bedauern zwar nicht tadellos erhalten, doch glückte es mir, ein wenn auch nicht ganz vollkommenes, so doch ein einigermaassen befriedigendes Resultat zu erzielen. So möchte ich um so weniger versäumen, dasselbe im Anschluss an meine frühere Abhandlung jetzt der Oeffentlichkeit zu übergeben, als über den betreffenden Gegenstand, abgesehen von der Arbeit Gadow's, der die Kloake der weiblichen Hatteria vom rein morphologischen Gesichtspunkt aus behandelt hat, bis jetzt Nichts bekannt ist.

Eierstock.

Ueber das äussere Verhalten dieses Organs bei den Sauriern ist schon von Lereboullet (23) das Wesentlichste gesagt

worden [1]). Während er das Organ der Eidechse als einen vom Peritoneum überzogenen Sack characterisirt, welcher infolge der darin enthaltenen Eier ein höckeriges Aussehen erhält, bezeichnet Leydig (36) die Angabe, der Eierstock sei ein Sack, als nicht richtig. Nach ihm zerfällt das Ovarium namentlich bei jungen Thieren in zwei Theile: in einen grossen, zahllose Lymphräume einschliessenden, und einen compacten Theil, die Keimstätte der Eier.

Wiedersheim (70) hebt bei dem Phyllodactylus europaeus, dessen Ovarium von demjenigen der Eidechse nicht sehr verschieden ist, die Entwickelung der Eier nur auf einer Seite als charakteristisch hervor, was aber von Braun (9) als pathologisch widerlegt wird.

Hoffmann (32) sagt, dass die Ovaria bei den Sauriern traubige, mehr länglich ovale Organe darstellen, welche weit gegen das Becken zu gerückt in einem zarten Gerüste von Bindegewebsbalken eingebettet liegen, die durch Membranen zu eigentlichen Fächern sich verbinden und dass sie nach vor- und rückwärts durch zarte Fäden an's Bauchfell befestigt sind.

Arnold (1) erklärt diese Beschreibung Hoffmann's für unklar und unrichtig, indem er sich weder von einem zarten bindegewebigen Gerüste noch von einer Befestigung durch zarte Fäden überzeugen konnte. Nach ihm liegt der rechte Eierstock, wie schon früher von Lereboullet und Braun angegeben worden, weiter nach vorn als der linke. Die beiderseitigen Organe sind im hinteren Drittel der Leibeshöhle, nahe der Wirbelsäule, neben dem Mesenterium an einer Bauchfellduplicatur aufgehängt, welches sie vollständig umschliesst. Nach seiner Auffassung stellt übrigens das Ovarium im Gegensatz zu Leydig einen Sack dar.

Bezüglich der feineren Structur des Organes erwähnt

1) Lereboullet, S. 52. Les ovaires, dans le lézard des souches, sont situés dans la région moyenne de l'abdomen, sur les côtés et au dessus des intestins, séparés l'un de l'autre par le rectum. L'ovaire droit, plus avancé que le gauche, s'étend en avant jusqu'au lobe postérieur du foie auquel il adhère par la veine cave droite. Le gauche commence à peu près au niveau de l'origine du rectum . . . Ces organes sont creux et représentent deux sacs formès par la membrane propre de l'ovaire que tapisse le péritoine. Les ovules plus on moins avancés en maturité font saillie à travers les paroìs de cette poche et lui donnent un aspect plus ou moins bosselé.

Waldeyer (69), dass die Oberfläche des Organes von einem Epithel überzogen ist, welches gleich wie bei den Vögeln beschaffen, sich mit scharfer Grenze gegen das Peritonealepithel absetzt und daher als echtes Epithel angesehen werden muss.

Nach Leydig (36) besteht der die Lymphräume einschliessende Theil aus zahlreichen Bindegewebsbalken, welche Blutgefässe und glatte Muskeln einschliessen und die benachbarten Lymphräume von einander scheiden. Die Keimstätte ist aus einem zarten bindegewebigen Fachwerk zusammengesetzt, dessen Räume mit Zellen angefüllt und dessen Oberfläche durch das flachzellige Epithel des Bauchfelles überzogen sind.

Braun (9) stellt die Angabe Leydig's, wonach die an der Keimstätte entstehenden Follikel von den Lymphräumen aufgenommen werden, in Abrede. Jede Keimstätte, welche Braun als Ureierlager bezeichnet, ist von den Lymphräumen durch eine dicke Lage von jungem zellenreichem Bindegewebe getrennt. Von dem Ureierlager, welches bei älteren Eidechsen auf das hintere Ende beschränkt ist, geht die Follikelbildung aus, und zwar in einer bestimmten Linie, die ungefähr die Mitte des Ureierlagers halbirt und parallel der Wirbelsäule verläuft. Bezüglich des Ovarialepithels sieht Braun dasselbe als eine Fortsetzung des Peritonealepithels an, eine Auffassung, welcher auch Arnold (1) beistimmt.

Eierstock der Hatteria.

Die beiderseitigen Organe liegen in der im hinteren Abschnitt der Leibeshöhle an beiden Seiten der Wirbelsäule, der rechte Eierstock reicht etwa $^1/_2$ cm weiter kopfwärts als der linke. Der erstere ist in seiner vorderen (cephalen) Hälfte durch die rechte Lunge und in der distalen durch die Darmschlinge und der linksseitige durch die linke Lunge sowie durch den Magen und die Milz von der ventralen Seite her gedeckt. Das Organ (Fig. 1) ist wie der Eileiter und die Nebenniere von einer breiten gemeinschaftlichen Peritonealfalte eingeschlossen, wobei der Eileiter am weitesten lateral und an dem freien Rand der genannten Falte seine Lage einnimmt. Medianwärts davon, etwa $1\,^1/_2$ cm entfernt (wenn das gefaltete Peritoneum ausgedehnt wird) liegt der Eierstock und zwischen diesem und der Wirbelsäule die Nebenniere. Alle Organe laufen einander in der Längslinie

des Körpers parallel. Ausser der genannten Peritonealfalte existirt kein anderes Befestigungsmittel für den Eierstock, und in dieser Beziehung muss ich mich also, wenigstens bei der Hatteria, mit Arnold gegen die Angabe Hoffmann's aussprechen.

Was nun die Form des Ovariums anbetrifft, so stellt es bei der Hatteria die Form eines ausgesprochen spindelförmigen resp. schwach keulenförmigen Sackes dar, dessen cephaler Theil ein wenig verdickt, dessen caudaler aber unter allmählicher Verjüngung gegen den Beckeneingang endigt (Fig. 2). Das Innere des Sackes ist von zahlreichen gröberen und feineren Balkenwerken in verschiedenen Richtungen durchzogen und wird dadurch in zahlreiche grössere und kleinere Kammern eingetheilt, was einigermaassen an das Bauverhältniss der Lunge dieses Thieres erinnert (Fig. 2, 3). Die Wandungen jener Kammern sind mit Eiern in verschiedenen Entwicklungsstadien versehen. Zwischen dem Balkenwerk bleiben die Lymphräume bestehen.

Von einer besonderen Keimstätte der Eier konnte ich mich nicht überzeugen; die ganze Wand des Ovariums ist ohne Unterschied zwischen der dorsalen oder der ventralen Abtheilung fast gleichmässig mit Eiern versehen, wie Fig. 1 und 3 zur Genüge zeigt; bei dem Thiere, in dessen Ovarium eine Anzahl sehr grosser (1—2 cm im Durchmesser) Eier enthalten waren, sah ich jüngere Eier vorwiegend an den beiden dorsalen Seiten jener grossen gelagert, eine nicht geringe Anzahl aber fand sich auch an der ventralen Seite zerstreut, zumal im Zwischenraum zwischen den benachbarten grossen Eiern.

Die Wandung des Ovarialsackes besteht im wesentlichen aus einer dünnen Lage von Bindegewebe, welchem auch spärliche glatte Muskelfasern zugesellt sind. Nach aussen ist die Wandung von einem einschichtigen Epithel überzogen, welches aus mehr oder weniger cylindrischen Elementen besteht und sich dadurch vom plattzelligen Peritonealüberzug leicht unterscheidet, jedoch ist das erwähnte Verhalten des Ovarialepithels nicht überall gleichmässig vertheilt, denn an der Strecke, welche über ein grösseres Ei hinwegzieht, sieht man die Epithelzellen ganz abgeplattet wie diejenigen des Peritoneums selbst. Fig. 4 zeigt, wie das kurz cylindrische Ovarialepithel in das niedrige übergeht. Die cylindrische Zellenlage darf wohl als Keimepithel (*K. ep.*) angesehen werden, von welchem die Ureier ihre Herkunft nehmen. Auf Fig. 4,

rechts, und auf Fig. 5 sieht man eine Epithellage, in welcher drei Zellen zu den Ureiern differenzirt sind; die rechts davon liegenden sind auch im Entstehen begriffen. Die sie zunächst umgebenden Zellen haben bedeutend an Höhe zugenommen, die weiter davon entfernten, in den beiden Figuren nach rechts liegenden, sind aber kurzcylindrisch und gehen allmählich in die platten Formen über. Die von diesem Keimepithel abstammenden Eier dringen zunächst in die Tiefe des Bindegewebslagers, welches um sie eine dünne Hülle liefert, ein und treten dann entsprechend ihrem Wachsthum allmählich aus dem Bereich der Wandung in das Innere des Ovariums. Ein derartig differenzirtes Ei schwebt gewissermaassen im Lymphraum des Ovariums und hängt mittelst eines mehr oder minder langen bindegewebigen Stieles an der Wand des Organes.

Wie das Epithel des Ovariums in seiner Form schwankt, so ist auch die eigentliche Wandung des Ovariums nicht überall einheitlich gebaut; so findet man sie wie Fig. 4, links, zeigt, an manchen Stellen stark verdickt, zumal durch die Wucherung der bindegewebigen Elemente. An einer solchen Stelle bemerkt man neben dem grobfaserigen Bindegewebslager, inmitten desselben eine feinfaserige fast homogen aussehende Masse (lut.), welche im Innern von Kanälen durchzogen ist und da und dort kleinere Anhäufungen pigmentirter Zellen von verschiedener Form aufweist. Diese homogen aussehende Masse kann auf einen kleinen Herd beschränkt oder aber auch weit ausgedehnt sein. Offenbar hat man es hier mit Residuen der ausgetretenen Eier (corpus luteum) zu thun.

Die das Innere des Ovariums durchziehenden Balken beginnen vom Peritonealansatz aus und strahlen in radiärer Anordnung in die Wandung des Ovariums, wie man es auf Fig. 2 u. 3 abgebildet findet. Sie bestehen aus Bindegewebe, Blutgefässen und glatten Muskelfasern und sind an den gegen die Lymphräume zuschauenden Flächen von einer einfachen Lage sehr platter Zellen überzogen, deren einzelne Kerne weit auseinander getrennt stehen. Innerhalb der Balken findet man da und dort auch verschiedene pigmentirte Zellen zerstreut, welche mit den vorhin erwähnten gleiche Form und gleiche Bedeutung haben.

Die radiäre Anordnung der Balken sowie der in ihnen enthaltenen glatten Muskelfasern wird wohl mit dem Platzen des

Eierstockes in Zusammenhang stehen. Man kann das Ovarium der Hatteria, so verschieden es auf den ersten Blick auch erscheinen mag, einigermaassen mit demjenigen der Säugethiere und des Menschen vergleichen, indem die ganze Strecke des dem Organ entlang laufenden Peritonealansatzes, von wo aus die Balken und Blutgefässe in's Innere des Organs eindringen, den Hilus darstellt, während das grobmaschige, von Lymphräumen durchsetzte Innere dem Mark und die Sackwandung endlich der Rinde der Säuger und des Menschen entspricht. Nur ist das Organ bei den höheren Thieren gewissermaassen zu einer soliden Masse zusammengezogen.

Ei.

Die allgemeinen Characterzüge der Reptilieneier haben Rathke (48—49) und Lereboullet (32—34) beschrieben.

Eine viel ausführlichere Schilderung über das Ei der Schildkröte wurde später von Clark (12) gegeben. Nach diesem besteht dasselbe aus Dotter, Keimbläschen und Keimflecken. Die Dottersubstanz enthält im Innern Zellen mit Kernen von verschiedener Grösse und Form und ist nach aussen durch eine continuirliche Schicht von polygonalen Zellen umschlossen. Ausserhalb dieser sogenannten Embryonalmembran kommt dann die homogene Dotterhaut und endlich noch das Follikelepithel.

Gegenbaur (18), dem wir die erste Aufklärung über Bau und Entwickelung der Wirbelthiereier verdanken, hob hervor, dass der Dotter niemals Zellelemente enthalte, sondern dass das, was man als solche auffassen zu dürfen glaubte, Umbildungsprodukte der Molekel und Körnchen des Dotters seien und dass unter der Dotterhaut keine Membran vorhanden sei, wie sie von Clark beschrieben worden ist. Nach Gegenbaur tritt die Dottermembran erst bei grösseren Eiern auf; beim Kaiman sah er, dass sie aus einer hellen homogenen und einer darunter stehenden Stäbchenschicht zusammengesetzt war, von denen die erstere der Zona pellucida der Säugethiere und die letztere der Dotterhaut der übrigen Reptilien analog sein soll. Das Keimbläschen, mit einer Membran versehen, liegt auch bei den Reptilien anfangs in der Mitte, rückt aber später an die Peripherie. Der beim Beginn der Entwickelung homogene Inhalt des Keimbläschens bekommt bei älteren Eiern kleine Körnchen und Bläs-

chen, die ersteren vorwiegend an der Peripherie und die letzteren im Innern gelagert. Das Follikelepithel ist bei Kaiman einfach geschichtet und besteht aus kurz-cylindrischen Zellen; bei Eidechsen sind die Zellen aber rundlich und liegen unregelmässig, so dass grössere und kleinere, nebeneinander vorkommend, sich mehrfach übereinander schieben, bei älteren Eiern sogar mehrschichtig werden.

Waldeyer (69) erwähnt nur, dass das Follikelepithel der Eidechse mehrschichtig ist, bestehend 1) aus grossen rundlichen Zellen der Innenschicht, die nach dem Erhärten cylindrisch werden und radiär auf der Dotterperipherie angeordnet sind, 2) aus zahlreichen kleineren Zellen, welche an die bindegewebige Follikelwand angrenzen; und dass bei älteren Follikeln die Zona radiata schmäler und reducirt wird, so dass zuletzt zwischen Dotter und Follikel nur eine Schicht kleiner Zellen bestehen bleibt.

Eimer (13), welcher sich am eingehendsten mit Reptilieneiern beschäftigt hat, giebt an, dass der Einhalt bei der Ringelnatter ein Maschennetz aufweist, als Ueberrest des ursprünglichen Eiprotoplasmas, welches durch den sich bildenden Dotter aufgezehrt worden ist, und dass ausserdem bei der grünen Eidechse inmitten des Follikels eine homogene Masse auftritt, welche sich später vergrössert und zerklüftet, um sich als Dotterkrumen über den Einhalt zu verbreiten. Die Hüllen des Dotters bestehen bei den Reptilien während einer bestimmten Zeit der Entwickelung 1) aus einem einschichtigen Epithel (Binnenepithel), welches aus sechsseitigen platten Zellen aufgebaut ist, 2) aus einem zarten Häutchen, der Dotterhaut, 3) aus einer aus feinen Stäbchen zusammengesetzten Zona pellucida, 4) aus einem zarten Chorion und 5) aus dem Follikelepithel, welches in einem gewissen Stadium bei der Natter aus dreierlei Zellen besteht: aus den äusseren, ganz kleinen Gebilden, den mittleren, grösseren, eckigen, manchmal trompeten- oder becherförmigen und endlich den inneren, ähnlich geformten aber kleineren Elementen. Zona pellucida und Dotterhaut erscheinen später als ein Ganzes, und auch das Chorion scheint sich bei den meisten Reptilien bald innig mit der Zona pellucida zu verbinden. Das streifige Aussehen der letzteren wird übrigens nach Eimer durch das Eindringen der Fortsätze der Follikelepithelien bedingt. Was nun das Keimbläschen betrifft, so stellt es nach Eimer einen von

einer feinen Haut umgebenen hellen kugeligen Körper dar, in welchem bei der grünen Eidechse grössere und kleinere Körnchen in concentrischen Schichtungen angeordnet liegen, während sie bei der Schildkröte in die centrale und periphere Masse eingetheilt werden können; bei der Ringelnatter bietet das Keimbläschen ein eigenthümliches Verhalten dar, worauf ich hier nicht eingehen will.

Ludwig (37) leugnet, wie einst Gegenbaur gegen Clark, gegenüber Eimer das Vorkommen des Binnenepithels. Bei Cynosternum pennsylvanum und Emys europea fand Ludwig an einem Eierstocksfollikel ein Häutchen, welches aus zwei Schichten zusammengesetzt war, nämlich aus einer Schicht platter Zellen und einer homogenen Membran, welche zunächst den Dotter umgiebt, nach innen von dieser Membran aber keinerlei Zellelemente. Das ausgebildete, vom Follikel geschlossene Ei der Reptilien besitzt nach Ludwig eine radiär gestreifte Membran, welche, wie auch Gegenbaur meint, durch Umwandlung des Dotters entsteht.

Braun (9) stimmt zwar in Bezug auf den Bau des Follikels Eimer bei, leugnet aber auch das Vorkommen des Binnenepithels.

Hoffmann (23) erklärt sich mit der Angabe Eimer's über die Granulosazellen nicht einverstanden und erwähnt nur, dass die Granulosa bei kleineren Eiern mehrschichtig, bei grösseren aber einschichtig ist. Als äussere Dotterhülle giebt Hoffmann ferner eine resistente Haut an, welche bei grösseren Eiern eine überaus feine Streifung, die sog. Porenkanälchen, zeigt = Zona radiata. Er ist geneigt, sie als ein Abscheidungsproduct des Eies und somit als eine wahre Dotterhaut anzusehen. In seiner anderen (25) Arbeit giebt Hoffmann an, die Granulosa bei jungen Eierstockseiern sei ganz bestimmt nur einschichtig, bei älteren dagegen sehr deutlich mehrschichtig, bestehend aus einer mittleren Reihe sehr grosser, den Ureiern auffallend gleichen Zellen und aus einer inneren und äusseren Lage kleiner Zellen, die wieder dem Follikelepithel der jungen Eierstockseier sehr ähnlich erscheinen.

Ruge (53) fasst den von Eimer bei der Ringelnatter angeführten Befund, dass die Zellen des Follikelepithels durch

die Zona in den Einhalt eindringen, als Anfangszustände der Eirückbildung auf.

Auch Strahl (66) spricht von der Wucherung der Follikelepithelien bei der Rückbildung der reifen Eierstockseier von Lacerta agilis.

Arnold (1), welcher auf Grund eigener Untersuchungen an vielen Sauriern und Ophidiern die Angaben der früheren Autoren nachgeprüft hat, giebt an, dass das Follikelepithel, anfänglich einschichtig, später mehrschichtig ist, und dass die im Anfang runden Zellen auf der Höhe ihrer Ausbildung eine Birnform annehmen und dann beim Beginn der Dotterbildung wiederum platt und einschichtig werden. Der Dotter besteht anfangs aus einer homogenen Flüssigkeit, in welcher nachher Körnchen und Bläschen auftreten. Die Dotterhaut ist von Anfang an vorhanden; sie ist homogen, und so konnte sich Arnold weder von einem streifigen Bau noch vom Zerfall der Zona radiata in Stäbchen überzeugen, wohl aber giebt er die helle Randschicht des Dotters als sehr häufig gestreift an.

Das Ei der Hatteria.

Die Entwicklung der Eier scheint auch bei der Hatteria, wie es Braun bei anderen Sauriern angegeben hat, in einer Längslinie des Organes an beiden Seiten zugleich vor sich zu gehen. Ich fand nämlich bei dem einen Thier jederseits 5 Eier in der Grösse zwischen 1—2 cm im Durchmesser in einer Längskette verbunden. Im rechten Ovarium waren die zwei ersten (vordersten) Eier kleiner als die drei folgenden, während an der linken Seite nur das erste am kleinsten und die anderen 4 fast gleich (Fig. 1) gross waren.

Neben diesen grössten Eiern finden sich natürlich alle Uebergänge zu den kleinsten Ureiern in der Wandung des Ovarialsackes zerstreut.

Das erste Urei liegt, wie schon oben einmal angedeutet und wie es Fig. 4 und 5 illustriren, in der Epithelschicht des Ovariums, inmitten der es umgebenden Cylinderzellen. Das Urei und die Cylinderzellen sind in diesem Stadium in ihrer Grösse nicht sehr verschieden. Allein schon auf den ersten Anblick sticht das Urei durch seine kugelige Gestalt von den letzteren ab, und auch der Kern fällt durch seine besondere Färbbarkeit

in Hämatoxylin auf. In seiner Umgebung lagert sich eine Schicht Protoplasma ab, welches sich bei einem Hämatoxylin-Eosinpräparat als eine röthlich tingirte Masse ausweist. Im nächsten Stadium wird die Eizelle bedeutend grösser (Fig. 5, links), ihr Kern zeigt einige in Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Körnchen, welche noch beisammen liegen. Die Cylinderzellen in der Umgebung biegen sich entsprechend der kugeligen Form der Eizelle nach ihrer Längsachse um und lehnen sich knapp an die Aussenfläche der Eizelle an. Jetzt sehen wir also den Primordialfollikel angelegt. Er wächst und differenzirt sich noch weiter. Wenn er nun einen Durchmesser von ca. 0,2 mm erreicht, so hat die Grösse des Kerns, oder wie es heisst, des Keimbläschens, bedeutend zugenommen. Die anfangs neben einander gelagerten Körnchen haben sich jetzt getrennt (Fig. 4), wie Lereboullet sagt: „Les taches germinatives paraissent se multiplier par division", und zwischen ihnen treten feinere, schwach färbbare Molekel auf. Die Anordnung beiderlei Elemente ist keine so streng regelmässige, doch kann man im allgemeinen soviel sagen, dass die gröberen Körnchen mit Vorliebe nach der Peripherie des Keimbläschens in der Kreislinie angeordnet liegen, während die feineren Molekel überall gleichmässig vertheilt sind.

Das das Keimbläschen umgebende Protoplasma differenzirt sich in zwei Zonen, eine, welche direkt dem Keimbläschen anliegt und bei der Hämatoxylin-Eosinfärbung aus dunkelblauen Molekeln besteht. Die zweite periphere Zone ist weniger breit und dadurch ausgezeichnet, dass ihre Elemente eine in's röthliche spielende Färbung annehmen. Das Ganze wird aussen von einer bindegewebigen Wand umschlossen, in welcher man hie und da zerstreut schmal-spindelförmige, wahrscheinlich glatten Muskelfasern angehörende Kerne wahrnimmt. Nach innen gegen den Einhalt ist diese Follikelwand von einer einfachen Epithelschicht überzogen, deren Zellen, im Profil gesehen, flach-spindelförmig und in der Flächenansicht polygonal sich ausnehmen (vergleiche Fig. 6, 7, 8, 9). Auch auf der Aussenfläche der Follikelwand sitzt eine flache Epithelschicht des Ovarialüberzuges. Schon in diesem Stadium sieht man in der dunkleren Molekelzona des Protoplasmas mehrere helle Bläschen auftreten, die sich zwar in den weiteren Stadien vermehren, jedoch nicht immer entsprechend dem Wachsthum des Eies zuzunehmen scheinen. So fand ich

bei dem Follikel im Durchmesser von 0,4 mm eine auffallende Vermehrung dieser Bläschen, die theils vereinzelt, theils zu Gruppen confluirt lagen, dagegen waren sie im Follikel von 0,6 mm nur spärlich vertreten.

Bei dem Follikel von 0,4 mm vergrössert sich das Keimbläschen, aber die Beschaffenheit seines Inhaltes bleibt fast unverändert; dagegen differenzirt sich die periphere Dotterschicht in eine radiär gestreifte, Zona radiata der Autoren (*rad*).

Im Stadium von 0,6 mm ist das Keimbläschen noch mehr vergrössert und erhält eine beinahe homogene Hülle (*h. D'*) um sich, welche auch Eimer erwähnt und welche bei der Hämatoxylin-Eosinfärbung wie die vorhin genannte periphere Dotterschicht ebenfalls einen in's röthliche spielenden Ton annimmt.

Wohl muss sie aber, so möchte ich gleich bemerken, von der eigentlichen Membran des Keimbläschens unterschieden werden, denn jene ist, wie schon ihre Farbenreaction zur Genüge besagt, ein Umbildungsproduct des Eiprotoplasmas, während diese als ein integrirender Bestandtheil des Keimbläschens, als eine Kernmembran anzusehen ist. In manchen Fällen, wie man es auf Fig. 4 bei den Eiern von 0,6 und 0,8 mm Grösse sehen kann, sind die beiden Gebilde durch eine helle durchsichtige Schicht, welche wohl durch die infolge der Präparationsweise verursachte Schrumpfung des Follikelinhaltes entstanden sein mag, von einander getrennt. Auch innerhalb des Dotters schreitet die Differenzirung weiter, es wird nämlich zwischen der dunkelmolekulären und der gestreiften Zona noch eine hellere röthliche Schicht sichtbar.

Bei dem Ei von 0,8 mm bleibt das ganze Verhalten ausser der Volumzunahme fast dasselbe, ebenso bei einem Ei von 1,0 mm Durchmesser. Hier möchte ich bemerken, dass bei dem letzteren die Keimbläschenmembran, welche sonst bei jüngeren Eiern nur schwach angedeutet ist, viel deutlicher ausgebildet und in Falten gelegt war, und dass man zwischen der Zona radiata und der hellen peripheren Dotterschicht eine feine durchsichtige Grenzlinie wahrnehmen konnte (Fig. 9 *h*). Bei einem noch etwas grösseren Ei fand ich das Follikelepithel, welches bis dahin aus flachen Zellen bestand, bedeutend höher, und die einzelnen Elemente waren kurzcylindrisch, wie ich sie auf Fig. 7 abgebildet habe.

In weiteren Stadien schreitet die Umwandlung des Dotters in Körnchen und Bläschen vorwärts; die beiden peripherischen protoplasmatischen Zonen, sowohl die hellere röthliche, wie die gestreifte werden immer mehr von den Dotterelementen verdrängt, sodass bei einem Ei von 1–2 cm Durchmesser von ihnen nichts mehr zu sehen ist und die Dotterelemente direkt an die Follikelwand grenzen. Die letztere gewinnt etwas an Dicke, ohne aber ihre Zusammensetzung zu verändern. Das faserige Bindegewebe wie die glatte Muskulatur bildet immer noch ihre Grundlage, das Follikelepithel ist aber ganz abgeplattet. Dasselbe bleibt durch die ganze Entwicklung des Follikels, soviel ich gesehen habe, immer nur einschichtig, falls keine Schrägschnitte vorlagen, und in dieser Beziehung, so glaube ich, können die Angaben über die Mehrschichtigkeit des Follikelepithels bei der Hatteria wenigstens nicht zur Geltung kommen[1]).

Das ausgewachsene Ei der Hatteria besteht also aus einem grossen gekrönten Keimbläschen, einem sehr voluminösen Dotter mit Körnchen und Bläschen und einer das Ganze umgebenden bindegewebigen Follikelwand mit einem einschichtigen platten Follikelepithel. In gewissen Stadien der Entwicklung weist der Dotter verschiedene Differenzirungen und Zonenbildungen auf. Auch die Zellen des Follikelepithels werden zu einer gewissen Zeit cylindrisch. In manchen Eiern fand ich zwischen dem Follikelepithel und dem Dotter eine helle durchsichtige Schicht, wie sie sich zwischen dem Keimbläschen und dem Dotter zeigte. Wie schon beim Keimbläschen angedeutet, wird man es auch hier wohl mit einem Kunstprodukt zu thun haben, denn ich beobachtete oft genug, dass viele von der bindegewebigen Wand losgelöste Follikelzellen ganz dicht am Dotter hängen blieben, ohne einen minimalen Zwischenraum zwischen sich zu lassen. In anderen Fällen sah ich an der Innenseite der Epithelzellen der Follikelwand sehr feine Fädchen hängen, sodass es mir den Eindruck machte, als ob die Follikelzellen durch diese Fäden mit der Dotterperipherie sich verbänden. Ob sie aber, wie Eimer bei den Eiern der anderen Reptilien beschreibt,

1) In Fig. 4 sind 2 Follikel mit einem anscheinend mehrschichtigen Epithel gezeichnet worden; dies rührt nur davon her, weil der Schnitt nicht das Centrum des kugelförmigen Eies getroffen hat.

als in den Eiinhalt eindringende Epithelausläufer anzusehen sind, lasse ich dahingestellt.

Eileiter.

Ueber den Eileiter der Eidechse gab schon Lereboullet (32) eine ausführliche Beschreibung. Er unterscheidet an ihm den trichterförmig erweiterten Theil, „pavillon de l'oviducte" und den eigentlichen Oviduct, welcher wieder in zwei oder vielmehr drei Abschnitte zerfällt: „le tube d'entrée, l'oviducte proprement dit und le tube de sortie". Der Trichter ist an der Innenfläche mit vielen, dem freien Rande parallel laufenden Falten versehen und besteht aus Längs- und Querfasern elastischer Natur. Das Epithel im Innern des Trichters ist ein „épithélium réticulé"[1]) und am Rand desselben ein „épithélium vibratile". Der eigentliche Oviduct wird durch „mésentère fibrovasculaire" und „cordon élastique" gehalten und zeigt im Innern mehr transversale und verflochtene Falten, jedoch mit Ausnahme des proximalen und distalen Theiles des Oviduct, wo vorwiegend longitudinale sich finden. Die Wand ist mit einer drüsenreichen Schleimhaut versehen, welche von der Fläche aus betrachtet genau an das Aussehen der Magenschleimhaut erinnert, und besteht im übrigen aus zwei Muskelschichten, einer äusseren transversalen und einer inneren longitudinalen.

Leydig (36), der die Angabe Lereboullet's als richtig anerkennt, unterscheidet die ganze Strecke des Eierganges in: Trichter, Eileiter und Uterus. Die geräumige Mündung des dünnwandigen und hell erscheinenden Trichters liegt nach Leydig nahe den Rippen, da, wo das Bauchfell aufhört, schwarz zu sein und erscheint schon dem unbewaffneten Auge einfach wie abgeschnitten, unter dem Mikroskop aber als ein zierlich gefalteter und umgekrempter Mündungsrand. Das Epithel ist ein flimmerndes und in der Wand liegen glatte, zu Geflechten sich verbindende Ring- und Längsmuskeln. Vom Eileiter, der etwas dickwandig, gleichwohl aber noch immer hell und durchscheinend ist, setzt sich der weisslichere und dickwandigere Uterus ab. Er übertrifft den Eileiter an Dicke und Länge um ein Beträcht-

1) D. h. das Cylinderepithel gemeint.

liches. Die Schleimhaut des Uterus ist in zahlreiche Falten gelegt und zumal bei trächtigen Thieren mit echten Drüsen versehen. Nach aussen hin von der Schleimhaut folgen dann die Muskellagen. Das Haltband des Eileiters und Uterus ist nicht wie das Bauchfell schwarz gefärbt und besitzt reichliche sich verflechtende Züge glatter Muskeln. Das Cordon ligamenteux Lereboullet's weist sich mikroskopisch als ein Längsmuskel aus.

Bei Phyllodactylus liegt der Oviduct nach Wiedersheim (70) auswärts vom Ovarium und besteht aus Tube und Uterus. Die erstere theilt sich in den proximalen zarten, von zwei transparenten Lamellen bewandeten und den distalen dickwandigen, zugleich gefalteten Theil. Der Uterus ist sehr dickwandig und lässt, in situ betrachtet, sich mit einer Retorte vergleichen. Distalwärts verjüngt, ist er ventralwärts von den Nieren und auswärts vom Ureter gelagert und mündet in die Cloake.

Sacchi (54), die Lacerta viridis und Zamenis viridiflavus untersucht hat, berichtet, dass bei den Reptilien der rechte Eileiter besser entwickelt sei als der linke; auch sie theilt den ganzen Kanal in drei Abschnitte, „l'imbuto", „la porzione albuminifera" und „l'utero". In der Wandung des Trichters fand Sacchi keine Muskelschicht, „non essendovi alcuna fascia muscolare", in derjenigen der Portio albuminifera und des Uterus nur eine circuläre, „una fascia muscolare circolare", und in dem letztgenannten Abschnitt keine longitudinale, „mancano completamente muscoli longitudinale". Die Schleimhaut der Portio albuminifera wird durch ein Cylinderepithelium überzogen und hat zahlreiche tubulöse Drüsen, deren Körper durch runde Zellen mit granulirtem Protoplasma und einem dunklen Kern, und deren Hals durch das cylindrische Oberflächenepithel austapezirt ist. Die Schleimhaut des Uterus ist ebenso beschaffen.

Auch Braun (9) schildert die Beschaffenheit des erwachsenen Eileiters. Derselbe stellt einen bandförmigen Kanal dar, welcher vorn in der Höhe des hinteren Leberendes mit einem grossen, vielfach eingeschnittenen Trichter beginnt und nach hinten in die Kloake mündet, wo er namentlich bei den Schlangen eine ganz starke Anhäufung glatter Muskeln aufweist. An der lateralen Kante des Eileiters verläuft ein starkes, muskulöses Band,

welches bedeutend kürzer als der Eileiter selbst ist und dadurch auf diesem zahlreiche Querfalten erzeugt. Sowohl bei Platydactylus facetanus als bei Phyllodactylus europaeus schliesst sich an den Trichter ein kurzer etwas eingekerbter und gefalteter Kanal, welcher bald in eine platte Tasche übergeht. Dann folgt der Eileiter bei Platydactylus in der gewöhnlichen Form bis zur Einmündung der Kloake. Die Schleimhaut der Wandung ist mit einem Cylinderepithel ausgekleidet, und in der Submucosa liegen zahlreiche, schlauchförmige Drüsen; ausserhalb der Submucosa folgen zwei Lagen von glatten Muskelfasern, darauf der Peritonealüberzug. Die Drüsen finden sich in der Fläche, nicht aber im hinteren Abschnitt des Eileiters.

Der Eileiter der Hatteria.

Der Eileiter der Hatteria (Fig. 1) ist ein sehr langes Kanalsystem, welches von dem die Brusthöhle caudalwärts abgrenzenden Parietalgekröse (*P*) aus schwanzwärts sich erstreckt und in der Kloake mündet. Im vorderen Abschnitt liegt der Kanal an der Aussen- resp. Ventralseite der Lunge, im hinteren in denselben topographischen Beziehungen zum Ovarium und wird von der ventralen Seite her durch das Gedärme gedeckt.

Er hat an einer Seite eine breite, schon beim Eierstock erwähnte Bauchfellfalte, welche ich nach der Analogie beim Menschen wie auch nach ihrer Form schlechthin Ligamentum latum nenne, und die sich von der Vorderfläche der Wirbelsäule her über die Nebenniere und den Eierstock lateralwärts ausdehnt und sich an die dorsale resp. mediale Seite des grössten Theiles des Eileiters ansetzt. An der entgegengesetzten Seite dieses Peritonealansatzes findet sich ein weisser, bandartiger Strang, „Cordon ligamenteux“ Lereboullet's, „Haltband“ Leydig's, welcher der ganzen Länge des Eileiters nach von der dorsalen Kloakenwand aus nach kopfwärts bis zum Parietalgekröse hinzieht, und dadurch das Organ in horizontaler Lage ausgespannt hält (*H, H, H,*). An dem vorderen Ende des Organes spaltet sich das genannte Band in zwei Lamellen, um die freien Ränder des sogleich zu erwähnenden Trichters zu verstärken (*Ost. abd.*). Sowohl das Ligamentum latum wie namentlich das Haltband des Eileiters bedingt, dass dieser in

zahlreiche Falten und Windungen gelegt ist, welche beide nach Entfernung der genannten Gebilde zum grössten Theile wieder ausgeglichen werden können.

Die ganze Strecke des Eileiters der Hatteria zerfällt in zwei Abschnitte, nämlich in den eigentlichen Eileiter (*Ost. abd.* bis *T*) und den Uterus (*Ut*). Am ersteren kann man wieder einen proximalen und einen distalen Abschnitt unterscheiden. Der proximale Abschnitt des Eileiters ist bei dem Spirituspräparat sehr zart dünnwandig, durchscheinend und in zahlreiche Quer- und Längsfalten gelegt (Fig. 10). Das Ostium abdominale, welches, wie oben gezeigt worden, durch die in zwei gespaltenen Lippen des Haltbandes gewissermaassen in Spannung gehalten wird, ist für gewöhnlich nur spaltförmig, sodass es auf den ersten Anblick nur schwer gelingt, eine Oeffnung zu erkennen. Ich spritzte deshalb vom Eileiter aus Wasser ein und liess es durch die Spalte ausfliessen. So konnte ich die beiden Trichterränder mittelst einer Pincette leicht auseinander halten und einen Einblick in das geräumige Innere gewinnen. Dieses weite Lumen verschmälert sich allmählich caudalwärts und geht ohne scharfe Grenze in den zweiten Abschnitt des Eileiters über. Letzterer (*T*) nimmt eine relativ kurze Strecke ein und hat eine dickere Wand, die in zahlreiche unregelmässige Querfalten gelegt und innen mit einer längsgefalteten Schleimhaut versehen ist.

Der darauf folgende Uterus (*Ut*)

fällt durch seine mächtige Entwicklung sowohl in der Dicke als auch in der Länge auf und ist in Falten und Windungen gelegt. Die Wandung ist hier bedeutend stärker ausgebildet und die innere Schleimhaut bildet zahlreiche, hohe Längsleisten, welche namentlich am caudalen Abschnitt am deutlichsten erscheinen. Dieser Endabschnitt, welcher sich im übrigen vom eigentlichen Uterus deutlich absetzt, indem er etwas dünner und mehr gerade gestreckt erscheint, gelangt bald in die Kloake, wo er an der Spitze der Papilla urogenitalis (*P. u. g.*) mit einer verengten Mündung endet, ohne mit dem Harnleiter (*H. l.*) in Berührung zu treten; der letztere hat, wie ich schon beim Männchen erwähnt habe, eine Oeffnung für sich unterhalb des Eileiters an der Basis der Papilla urogenitalis.

Soviel über das Verhalten bei dem Weibchen, in dessen

Ovarium eine Reihe auffallend grosser Eier enthalten war. Bei dem anderen Exemplar, bei welchem die Entwicklung der Eier noch viel weiter zurück war, bot sich ein anderes Bild dar. Der characteristische Unterschied zwischen dem Eileiter und Uterus war nicht so ausgeprägt, der Uterus war zwar grösser als der Eileiter, zeigte aber von den Windungen ebenso wenig wie der Eileiter. Auch die Dicke der Wandung des Uterus war fast die gleiche, wie diejenige des Eileiters. Das Haltband, das bei jenem Thier so knapp an den Uterus angelegt war, war beim zweiten durch eine dünne Falte von ihm abgehoben.

Feinere Struktur des Eileiters.

Die dünne Trichterwandung ist wie gewöhnlich aus drei Schichten, aus der Mucosa, Submucosa und Serosa zusammengesetzt. Die Mucosa ist mit einem ziemlich niedrigen Flimmerepithel ausgekleidet. Die darunter folgende Submucosa besteht aus verfilztem Bindegewebe mit eingestreuten glatten Muskelfasern sowie zahlreichen Blutgefässen. Die Anordnung der Muskelfasern ist nicht regelmässig, indem die circulären und longitudinalen Züge sich nicht scharf isoliren lassen. Aussen von der Submucosa liegt der Peritonealüberzug mit einem flachen Epithel. Drüsen fehlen in diesem Abschnitt des Eileiters vollkommen. Die Spalträndер des Ostium abdominale (Fig. 11) sind ebenfalls mit einem niedrigen Flimmerepithel[1]) überzogen, welches eine Strecke weiter auch auf die Aussenfläche des Haltbandes übergreift und dann in das Plattenepithel des Peritoneums sich fortsetzt (*Ep. ep.*) Das Gerüst des Haltbandes selbst besteht vorwiegend aus einer glatten Längsmuskulatur (*m, m, m,*), welche zu unregelmässigen Bündeln vereinigt in den Bindegewebsmaschen eingeschlossen liegt.

Der distale Abschnitt des Eileiters (Fig. 12) wiederholt im wesentlichen dieselbe Struktur, nur ist die ganze Wand infolge der mächtigeren Entfaltung von Bindegewebe und Muskeln hier bedeutend dicker geworden. Die Anordnung der glatten Muskulatur wird insofern regelmässiger als sich die äussere lon-

1) In Fig. 11 sind die Epithelzellen etwas höher gezeichnet worden, als sie in der Wirklichkeit sind.

gitudinale (*m. l.*) und die innere circuläre Gruppe (*m. c.*) von Fasern deutlich unterscheiden lassen.

Im Uterus (Fig. 13) springt in erster Linie die mächtig entwickelte Drüsenlage (*D*) in die Augen. Es sind meist einfache oder manchmal verzweigte Schläuche, welche fast die ganze Dicke der Uteruswandung einnehmen. Das Innere dieser Drüsen ist mit cylindrischen hellen Zellen austapezirt, auf deren genaue Characterisirung ich deshalb nicht eingehen kann, weil das Gewebe schlecht erhalten war; jedoch habe ich Grund zu der Annahme, dass sie in ihrem äusseren Aussehen von den Elementen der in anderen Körperstellen wie in der Mundhöhle oder Kloake vorkommenden tubulösen Drüsen nicht weit abweichen. Das cylindrische granulirte Flimmerepithel (*Ep*), welches die Innenfläche des Uterus überzieht, setzt sich auch in den Hals der Drüsen (*H*) fort, verliert seine Cilien und geht so in die Drüsenzellen über. Jeder Drüsenschlauch ist durch eine ziemlich grosse Spalte mit spärlichem Bindegewebe von einem anderen getrennt. Unter der Drüsenschicht folgt die lockere Submucosa (*Subm*), darunter die innere circuläre (*m. c.*) und die äussere Muskelschicht (*M. l.*) und dann das Peritoneum (*S*). Durch die mächtige Ausbildung der Drüsen und die dadurch bedingte Dickenzunahme der Wand wird das an sich weite Lumen des Uterus (*Lum*) so sehr eingeengt, dass es sich im Querschnitt wie eine kleine Spalte ausnimmt.

Auch dieses Verhalten des Uterus bezieht sich auf das Thier mit den grossen Eiern; bei dem anderen waren die Drüsen sehr viel kürzer, die Wand des Uterus dünner und das Lumen bedeutend weiter.

In der Nähe der Papilla urogenitalis (Fig. 14) werden die Schleimhautfalten höher und zahlreicher, indem neben grossen auch kleinere Zweigfalten entstehen, und dementsprechend zeigt sich das Lumen sehr viel unregelmässiger gestaltet. Die Schleimhaut besitzt ebenfalls ein Flimmerepithel (*Ep*), in dem man sehr viele Becherzellen eingestreut findet. Die Drüsen fehlen. Ausser den beiden bekannten Muskelgruppen, deren Anordnung dieselbe bleibt, tritt auch eine submucöse, schwache Muskelschicht auf (*m. subm.*), welche in die Schleimhautfalten eindringt.

Im Bereich der Papilla urogenitalis bleibt das Aussehen der Schleimhaut dasselbe; die Anordnung der Muskeln wird

aber lockerer und unregelmässiger; die circulären treten mehr zurück und machen den longitudinalen Platz. Die letzteren finden sich sowohl nach aussen wie nach innen von den circulären.

Kloake.

Lereboullet[1]) (32) sagt: Le cloaque du lézard est donc une cavité irrégulière élargie dans son milieu et divisée en deux chambres: une postérieure très rétrécie et sinueuse et une antérieure dilatée, renflée et prolongée en avant en deux petits culs de-sac etc. In der Wandung des Vestibulums findet Lereboullet zwei Arten von Drüsen; die einen paarigen liegen hinter der hinteren Lippe der Kloake an der dorsalen Wand des Vestibulums, les glandes vestibuliennes. „Elles sont formées de petits lobules irréguliers réunis par un tissu cellulaire serré et composés eux-mêmes de granulations fines." Die zweite Art besteht aus lauter kleinen Drüsen, welche in der vorderen Wand des Vestibulums sitzen. Sowohl die ersterwähnten als auch die zweiten Drüsen scheinen nach ihm dieselbe Function zu haben. „Ces glandes secrètent une humeur destinée à lubréfier l'intérieur des organes d'accouplement, afin de faciliter sans doute le rapprochement sexuel."

Leydig (36) giebt das Vorkommen zweier Drüsen in der Kloake des Eidechsenweibchens an. Beide Paare liegen in der Rückenwand der Kloake hinter den Mündungen des Uterus. Jede der grösseren erscheint schon für's freie Auge als eine rundliche dreieckige Masse von weissgrauer Farbe und besteht aus Säckchen mit grösseren und kleineren einspringenden Scheidewänden. Ueber die einzelne Drüse wölbt sich die Schleimhaut der Kloake zu einer vorspringenden Falte und in der Substanz dieser letzteren liegt die zweite traubenförmige Geschlechtsdrüse von dem Verhalten der Talgdrüsen der Säugethiere.

Nach Gadow (17) zerfällt der Kloakenraum der Hatteria in drei Abschnitte, Proctodaeum, Urodaeum und Koprodaeum, welche durch zwei transversale Falten von einander geschieden sind. Ueber die Falte, welche zwischen Urodaeum und Koprodaeum der weiblichen Kloake liegt, sagt er: „This is circular, thick at its base, thinner at its free margin, and towards the dorso-

1) S. 133.

median line it is raised into a triangular or conical flap, which is about 5mms and fits into the opening of the bladder in the opposite ventral wall." Und über das Verhalten des Oviducts und des Ureters an der Papilla urogenitalis: „In the female there is one opening only, for the oviduct and for the ureter of each side."

Braun (9) findet in der Kloake des Phyllodactylus nur eine Drüsenart, Tuben- oder Eileiterdrüse, welche in der Tubenmuskulatur eingebettet liegt und distalwärts in die dorsale, mehr noch in die seitliche Wand der Kloake mündet. Braun sprach die Vermuthung aus, dass sie vielleicht der von Leydig so genannten Prostata der Eidechse zu parallelisiren wäre.

Von der umfangreichen Arbeit Disselhorst's sei nur angeführt, dass die Kloake der Eidechse nach ihm in den vorderen und hinteren Abschnitt zerfällt und mit je einer Drüse in der dorsalen und ventralen Wand versehen ist, welche der Prostata und den Talgdrüsen Leydig's entsprechen, obwohl die beiden Forscher in der Deutung der betreffenden Drüsen nicht übereinstimmen. Bezüglich der genaueren Einzelheiten verweise ich auf das Original. (Disselhorst, Die accessorischen Geschlechtsdrüsen der Wirbelthiere — Wiesbaden 1897.)

Die Kloake der Hatteria (Fig. 1 *cl*).

Die Kloake der Hatteria lässt sich wohl in zwei Abschnitte eintheilen, in den Vorhof und den eigentlichen Kloakenraum, welche durch eine breite circuläre Falte von einander getrennt sind.

Der Vorhof zeigt im allgemeinen die Form eines Trichters, dessen äussere weite Mündung die Kloakenspalte darstellt und von den beiden Kloakenlippen umrandet wird, während das innere enge Ende in die mittlere Furche der Ringspalte sich fortsetzt. An beiden Seiten befinden sich wie beim Männchen eine Analdrüse, welche durch einen kleinen Gang an den hinteren Ecken des Vorhofes ausmündet.

Der Kloakenraum ist rundlich erweitert und grenzt nach kopfwärts durch die Mastdarmklappe (*Kl*) gegen den Mastdarm (*MD*), während er nach hinten schwanzwärts durch die Ringfalte (*F*) abgeschlossen ist. Von der dorsalen Wand dieses Raumes ragen die zwei Papillae urogenitales (*P. u. g.*), welche viel bedeutender entwickelt sind als beim Männchen, hervor. An ihrer

Spitze bemerkt man die Ausmündung des Uterus jeder Seite und unterhalb derselben an der Basis der Papille die des Harnleiters (*Hl*). Wie oben einmal angedeutet, kommen die Ausmündungen des Uterus und des Harnleiters sowohl beim Weibchen wie beim Männchen im Gegensatz zu der schon erwähnten Angabe Gadow's nie mit einander in Berührung. Von dem erwähnten Verhalten kann man sich ganz leicht überzeugen, wenn man die Papille in Querschnittsserien zerlegt, oder noch leichter, wenn man in den Harnleiter eine feine Sonde einführt.

An der entgegengesetzten Seite der Papille mündet die Harnblase (*Bl'*) ein. Diese Mündung (*Bl'*) entspricht nicht genau dem Niveau derjenigen des Harnleiters, sondern ist etwas kopfwärts gerückt. Die Ringfalte (*F*), welche ich beim Weibchen besser ausgebildet als beim Männchen fand, erreicht ventralwärts den caudalen Rand der Blasenmündung, welche somit im Bereich des Kloakenraumes liegt. Wie oben einmal erwähnt, ist die Ringfalte an der dorsalen Mittellinie von einer Längsfurche durchzogen (*d. R.*), welche die Communication des Kloakenraumes mit dem Vorhof vermittelt. Ein von Gadow als „a triangular or a conical flap" bezeichnetes Anhängsel an der Ringfalte habe ich nicht beobachtet. Ebenso wenig deutlich war ein dem Urodaeum von Gadow entsprechender Raum ausgeprägt, sodass es mir den Eindruck machte, denselben vielmehr in den eigentlichen Kloakenraum oder in's Koprodaeum Gadow's versetzen zu müssen, wofür auch die Thatsache spricht, dass der genannte Abschnitt der Kloake niemals Kothmasse enthielt. Gadow's Deutung gemäss müsste man, wenn ich ihn richtig verstehe, das Urodaeum im Bereich der Ringfalte suchen, was aber mit dem Verhalten der Blasenmündung nicht übereinstimmt, da diese sich oberhalb der Ringfalte befindet.

Was die mikroskopische Structur der Kloakenwand sowie der Analdrüsen anbetrifft, so stimmt sie mit den Verhältnissen bei dem männlichen Thiere ganz überein. Eine der Eileiterdrüse von Braun ähnliche Drüse kommt auch bei der Hatteria im Bereich der Papilla urogenitalis vor. Sie ist (Fig. 15 *D*) nichts anderes als die grösste von den vielen Schleimhauteinbuchtungen, zeigt ein weites, in Falten gelegtes Lumen, welches mit dem gleichen Epithel wie an der Aussenseite der Papille (*Ep*) überzogen ist, und erstreckt sich von der Spitze aus ziemlich weit

in die Tiefe der letzteren, ohne aber mit dem Uteruslumen in eine nähere Beziehung zu treten. Eine zweite (*D*), der vorigen an Länge gleiche Einbuchtung liegt in der Seitenwand der Papille neben dem Uterus. Sie stellt die Form eines langen einfachen Schlauches dar und ist mit einem hellen cylindrischen Epithel überzogen, welches sich in der Drüsenauskleidung der dorsalen Kloakenwand wiederfindet.

An der letztgenannten Stelle findet man, wie beim Männchen, einige grosse Schleimhautkrypten, welche tief in die Submucosa eindringen und innen mit einem hellen Cylinderepithel ausgekleidet sind. Die Vertiefungen zwischen den zahlreichen Schleimhautfalten der dorsalen Kloakenwand sowie namentlich der Ringfalten sind ebenfalls mit einem hellen, aber etwas niedrigerem Cylinderepithel versehen.

Beim Männchen wurde die Beziehung der genannten Krypten an der dorsalen Kloakenwand zu der Bursa Fabricii einmal berührt; auf der anderen Seite dürften die Spermatheca Kingsburys (28) und die Beckendrüse Heidenhain's[1]) bei den Amphibien auch in Betracht gezogen werden; dagegen kommen die Drüsen, die ein makroskopisch erkennbares Conglomerat bilden oder solche in Traubenform, wie sie beide von Leydig bei Lacerta angegeben worden sind, bei der Hatteria nicht vor. Viel näher steht die Hatteria in dieser Beziehung dem Chamaeleon, bei welchem Disselhorst[2]) nur schlauchförmige Drüsen in der Kloakenwand vereinzelt fand.

Anhangsgebilde der weiblichen Urogenitalorgane der Hatteria.

Leydig (36) fand bei der weiblichen Lacerta agilis zwischen dem Ovarium und Eileiter gelegen zwei eigenthümliche Gebilde, die er beide als Reste des Wolff'schen Körpers ansieht. Das eine ist von stark goldgelber Farbe und nichts anderes als das, was man von jeher als Nebenniere aufgefasst hat. Der andere Körper liegt weiter nach hinten und ist von grauer Farbe. Leydig betrachtet nun das erste Gebilde als homolog

1) Heidenhain, M., Beiträge zur Kenntniss der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Dieses Arch. Bd. XXXV. 1890.

2) Disselhorst, l. c.

dem Paraophoron und das zweite dem Epoophoron Waldeyer's. Bei der Blindschleiche sollen die beiden Körper noch besser entwickelt sein. Nach Braun (9) kommt bei den Reptilien kein Paraophoron vor, was Leydig dafür gehalten hat, ist die Nebenniere, dagegen constatirte auch Braun kleine Reste der Segmentalkanälchen, die er gleichfalls als Epoophoron bezeichnet. Sie finden sich sowohl bei der Eidechse als auch bei der Blindschleiche. Bei Platydactylus hat sich der Ausführungsgang des Wolff'schen Körpers erhalten, und zwar nur im hinteren Abschnitt, er mündet seitlich in den Harnleiter, kurz ehe dieser in die Kloake sich öffnet.

Die Nebenniere des Phyllodactylus hält Wiedersheim (70) für Reste des Wolff'schen Körpers und hebt hervor, dass sie in topographischer Beziehung von dem gleichen Gebilde bei der Eidechse sich unterscheidet, indem jene nach einwärts vom Ovarium und nicht wie bei der Eidechse, zwischen Ovarium und Oviduct liege.

Schoof (57), der sich am eingehendsten mit dem vorliegenden Thema beschäftigt, hat das Vorkommen der Urnierenreste bei vielen Sauriern constatirt, unter anderem sei hervorgehoben, dass er bei Uromastix acanthinurus und Chamaeleo vulgaris eine functionirende Urniere mit einem Ausführungsgang und den in diesen einmündenden Seitenkanälen, sowie bei Uromastix ausserdem noch mit Glomeruli vorfand.

Gadow (17), welcher bei Alligator und Testudo graeca männlichen Geschlechts den Müller'schen und beim Weibchen des erstgenannten Thieres den Wolff'schen Gang entdeckt hat, sagt von der Hatteria: „No trace could be found."

Bei der weiblichen Hatteria, deren an der medialen Seite des Ovariums liegende Stück Peritonaeum ich nach dem Vorgang Schoof's in Querschnittsserien zerlegt und sorgfältig untersucht habe, konnte ich ausser der Nebenniere kein anderes Gebilde constatiren. Da ich, wie schon in meiner früheren Arbeit erwähnt, beim Männchen den Ueberrest des Müller'schen Ganges constatirt habe, und da von Braun bei dem weiblichen Phyllodactylus eine ähnliche Angabe gemacht worden ist, so habe ich erwartet, auch bei dem Weibchen der Hatteria wenigstens einen dem Wolff'schen Gang entsprechenden Körper zu finden,

sah mich jedoch in meinen Erwartungen getäuscht. Es fehlt also bei der Hatteria nicht nur das Paraophoron, sondern auch das Epoophoron im Sinne Waldeyer's, allein man kann das Vorkommen der Urnierenreste überhaupt nicht in Abrede stellen, denn als solche dürfte wohl ein Theil der Nebenniere gelten; da von Semon (61) im Gegensatz zu Braun (10) betont worden ist, dass der nicht nervöse Theil des Organes nichts weiter als der distale Abschnitt des Malpighi'schen Körpers der Vorniere ist, womit auch Wiedersheim (72) übereinstimmt, indem er die Nebenniere aus einer den Vornierensträngen entstammenden Rinde und einem aus sympathischen Elementen zusammengesetzten Mark bestehen lässt.

Was nun die Nebenniere der weiblichen Hatteria anbelangt, so liegt sie, wie schon oben bemerkt, an der medialen Seite des Ovariums, parallel diesem gestreckt und stellt die Form eines ventro-dorsalwärts abgeplatteten Stranges oder Bandes dar, welches nach vorn verbreitert und nach hinten verjüngt ist (Fig. 1 *N. N.*). Die goldgelbe Farbe habe ich an ihr nicht gefunden, was wohl von der Conservirungsweise des Organes herrühren mag, wie Braun es seiner Zeit festgestellt hat. Ein Querschnitt durch dieses Organ zeigt sich viel platter als ein eben solcher beim Männchen. Innerhalb der Peritonealhülle liegt an der ventralen Seite des Organes ein grosses Blutgefäss, die Vena renalis revehens. An beiden Seiten sowie an der dorsalen Seite dieser Vene finden sich die Nervenstränge und Ganglienzellen inmitten des lockeren Bindegewebes. Weiter dorsal findet man dann eine dichte Zellmasse, welche wie beim männlichen Organ aus kleineren Bindegewebsmaschen und den dieselben ausfüllenden, runden oder eckigen Zellen besteht. Die letzteren sind von doppelter Beschaffenheit, die einen sind hell und zart, die anderen haben einen granulirten Zellleib, einen deutlichen Kern und im letzteren einige Kernkörperchen. Die ganze Formbeschaffenheit dieser zweiten Zellart erinnert somit sehr an die beim Männchen erwähnten pigmentirten Zellen der Nebenniere, die der Pigmentirung entbehren.

Literaturverzeichniss.

1. Arnold, A. T., Beiträge zur Kenntniss des Reptilien-Ovariums. Inaug.-Dissert. Erlangen 1892.
2. Balfour, F. M., On the structure and development of the Vertebrate Ovary. Quart. Journ. of micr. Scince Vol. XVIII. 1878.
3. Beddard, Frank E., Observations on the Ovarian Ovum of Lepidosiren (Protopterus). From the Proceed. of the zool. Soc. of London. 1886.
4. Beneden, E. van, De la destinction originelle du testicule et de l'ovaire etc. — Bull. Ac. roy. belgique vol. XXXVII. 1874.
5. Bersch, Carl, Die Rückbildung des Dottersackes bei Lacerta agilis. Abdr. aus Anat. Hefte I. Abth. H. VI/VII. Bd. II.
6. Boas, J. E. W., Zur Morphologie der Begattungsorgane der amnioten Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XVII. 1891.
7. Born, G., Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anzeiger Jahrg. VII. 1892.
8. Derselbe, Die Entwickelung der Geschlechtsdrüsen. Abdr. aus Anat. Hefte II. Abth. „Ergebnisse". 1894.
9. Braun, M., Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. IV. 1877.
10. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwickelung der Nebenniere bei Reptilien. Ebendaselbst Bd. V. 1880.
11. Burnet, W. J., Researches on the Development and intimate Structure of the Renal Organs of the four Classes of the Vertebrates. Amer. Journ. of sciences and arts. II. Ser. Vol. XVII. 1854.
12. Clark, J., Embryology of the Turtle. Agassiz' Contrib. to the Nat. Hist. of Unit. Stat. of North-Amerika vol. II. Boston 1857.
13. Eimer, Th., Untersuchungen über die Eier der Reptilien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VII. 1872.
14. Flemming, W., Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsytems beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abth. 1886.
15. Fürbringer, M., Zur vergleichenden Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
16. Gadow, H., Remarks on the Cloaca and on the Copulatory Organs of the Amniota. Proceed. of the Roy. Soc. 1886.
17. Derselbe, Dasselbe. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. Vol. 178. 1888.
18. Gegenbaur, C., Ueber den Bau und die Entwickelung der Wirbelthiereier mit partieller Dotterbildung. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
19. Giacomini, Ercole, Ueber die Entwickelung von Seps chalcides. Anat. Anzeiger, Jahrg. VI. Nr. 19.
20. Heunig, C., Vergleichende Anatomie u. Entwickelungsgeschichte

des Sexualorganes (Sammelreferat). Monatschr. Geburtsh. und Gynäkol. Bd. I. H. 3.
21. Hermann, F., Urogenitalsystem. Ergebnisse der Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 4. 1894.
22. Hoffmann, C. K., Contribution à l'histoire du développement des Reptiles. Arch. Neerl. T. XVIII. 1882.
23. Derselbe, Bronn's Klassen u. Ordnungen des Thierreiches. 1883.
24. Derselbe, Zur Entw.-Geschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886.
25. Derselbe, Zur Entw.-Geschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Ebendaselbst Bd. XLVIII. 1889.
26. Howes, G. B., On the Vestigal structures of the Reproductive Apparatus in the Male of the Green Lizard. Journ. of Anat. a Physiol. Vol. XXI. N. S. Vol. I. 1887.
27. Janosik, J., Bemerkung über die Entwickelung des Genitalsystems. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XCIX. Abth. 3. 1890.
28. Kingsbury, B. F., The Spermatheca and Methods of Fertilization in some American Newts and Salamanders. Repr. fr. the Proceed. of the Americ. Microscop. Soc. Vol. XVII. 1895.
29. Kupffer, C. u. Benecke, Die ersten Entwickelungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg 1878.
30. Kupffer, Die Entstehung der Allantois und die Gastrula der Wirbelthiere. Zool. Anzeig. Bd. 11. 1879.
31. Lebrum, Hector, Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. Extr. d. l. Revue „La cellule". T. VII. 2e fasc. 1891.
32. Lereboullet, A., Recherches sur l'anatomie des Organes génitaux des Animaux vertébrés. Mém. cour. par l'acad. d. scienc. d. Paris 1848.
33. Derselbe, Développement de la Truite, du Lézard et du Limnée, I. Embryologie de la Truite commune. Ann. d. Sc. nat. Ser. IV. Vol. 26. 1861.
34. Derselbe, Dass. II. Embryologie du Lézard. Ebendas. Vol. 27. 1862.
35. Leydig, Franz, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Wirbelthiere. Frankfurt a. M. 1857.
36. Derselbe, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
37. Ludwig, H., Ueber die Eibildung im Thierreiche. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg. Bd. I. 1874.
38. Mihalcovics, V. v., Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internation. Monatsschr. f. Anat. und Histol. Bd. 11. 1885.
39. Mitsukuri, K., The Ectoblastic Origin of the Wolffian Duct in Chelonia. Zool. Anzeig. Jahrg. XI. 1888.

40. zur Mühlen, Alexander von, Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. Inaug.-Dissert. Jurjew (Dorpat) 1893.
41. Müller, Joh., Bildungsgeschichte der Genitalien etc. Düsseldorf 1830.
42. Nathusius, v., Ueber die Schale des Ringelnattereies und die Eischnüre der Schlangen, Batrachier und Lepidosiren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI, Heft 1. 1871.
43. Ostroumoff, A., Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anzeig. Jahrg. XI. 1888.
44. Derselbe, Studien zur Phylogenie der äusseren Genitalien bei Wirbelthieren. Theil I. Mittheil. zool. Stat. z. Neapel. Bd. XI. Heft 1/2. 1893.
45. Perényi, J. v., Entwicklung des Amnion, Wolff'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien. Zool. Anzeig. Jahrg. XI. 1888.
46. Pettit, Auguste, Recherches sur les capsules surrénales. Thèses présentées à la Faculté des sciences de Paris pour obtenir le grade de docteur sciences naturelles. Paris 1896.
47. Pfaundler, Meinhard, Zur Anatomie der Nebenniere. Sitzber. d. Kais. Akademie d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CI. Abth. III. Nov. 1892.
48. Rathke, H., Entwicklungsgesch. d. Natter. Königsberg 1839.
49. Derselbe, Entwicklungsgesch. d. Schildkröten. Braunschw. 1848.
50. Derselbe, Unters. über die Entwickl. und den Körperbau der Crocodile. Braunschweig 1866.
51. Retzius, Gust., Zur Kenntniss vom Bau des Eierstockseies und des Graaf'schen Follikels. Hygiea, Festband Nr. 2. 1889.
52. Rückert, J., Entwickl. d. Excretionsorg. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. von Merkel und Bonnet. Wiesbaden 1892.
53. Ruge, G., Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
54. Sacchi, M., Contribuzione all' Istologia dell' ovidotto dei Sauropsidi. Atti soc. Ital. di Sc. Nat. Vol. XXX. Milano 1887.
55. Sarasin, P. B. u. C. T., Ueber die Entwicklungsgesch. von Epicrium glutinosum. Sep.-Abdr. a. d. Arbeiten a. d. Zool.-zoot. Inst. Würzburg 1884.
56. Schoof, Ferd., Beiträge zur Kenntniss des Urogenitalsystems d. Saurier. Zool. Anz. Jahrg. XI. 1888.
57. Derselbe, Dasselbe. Arch. für Naturgesch. 1888.
58. Schulin, Karl, Zur Morphologie des Ovariums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIX. 1881.
59. Schultze, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. A. d. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
60. Semon, Richard, Ueber die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.
61. Derselbe, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. Bd. XXVI. 1891.

62. Sluiter, Ueber den Eizahn und die Eischwiele einiger Reptilien. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.
63. Spee, Graf, Ueber weitere Befunde zur Entwickl. der Urniere. Sep.-Abdr. aus d. Mittheilungen f. d. Verein Schlesw. Holst. Aerzte, Hft. 11, St. 2. 1886.
64. Spengel, J. W., Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg Bd. III. 1876.
65. Strahl, Ueber den Wolffschen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitzber. d. Gesellsch. z. Beförd. d. gesammten Naturw. Marburg Nr. 3. 1886.
66. Derselbe, Die Rückbildung reifer Eierstockseier am Ovarium von Lacerta agilis. Verh. der anat. Gesellsch. auf der sechsten Versamml. in Wien. v. 7.—9. Juni 1892.
67. Stübl, Beitrag zur Kenntniss des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV. 1889.
68. Swale Vincent, The supravenal Capsules in the lower Vertebrates. Repr. fr. the Proceed. of the Birmingham Natural History und Physiological Society. Vol. X 1896.
69. Waldeyer, W., Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
70. Wiedersheim, Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodact. europaeus. Morph. Jahrbuch Bd. I. 1876.
71. Derselbe, Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
72. Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1893.
73. van Wijhe, J. N., Die Betheiligung des Ectoderms in der Entwicklung des Vornierenganges. Sep.-Abdr. a. d. Zool. Anzeiger N. 236. 1886.
74. Wolff, Richard, Ueber das Flimmerepithel d. Uterusschleimhaut. Inaug.-Dissert. Berlin 1895.

Berichtigung und Ergänzung zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata. — Dieses Arch. Bd. XXXXIX. 1897.

1. Unter den Kehlkopfmuskeln habe ich einen Musculus levator laryngeus, Compressor glottis Günther, beschrieben (S. 119—120). Meine wiederholte Revision an gut erhaltenem Material ergab aber, dass es sich in der That um ein Ligamentum handelt, wie es bereits Leydig bei der Eidechse ganz richtig erkannt hat.

2. Ueber die Schilddrüse (S. 120) habe ich angegeben, dass sie vor mir von Niemandem beachtet worden sei. Damals hatte ich die Arbeit van Bemmelen's[1]) noch nicht zu Gesicht bekommen. Dieser Forscher hat aber über das makroskopische Verhalten des betreffenden Organes schon im Jahre 1888 berichtet, obwohl man bei ihm keine

1) J. van Bemmelen, Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. Amsterdam 1888.

Angabe über die feinere Structur desselben findet. Ausserdem hat der Autor auch einen Körper, welcher an beiden Seiten des Halses neben Carotiden, Vena jugularis und N. vagus liegt und aus zwei hintereinander liegenden Stücken besteht, angegeben und ihn als Thymus bezeichnet. Da aber die feineren Verhältnisse des genannten Gebildes von ihm nicht berücksichtigt worden sind, so habe ich es auch mikroskopisch untersucht. Das Organ (Fig. 16) erinnert nämlich beim ersten Anblick an die Milz. Aussen wird es von einer fibrösen Kapsel (*W*) umgeben, welche in's Innere Fortsätze schickt und so ein Maschenwerk (*b. B.*) erzeugt. In den Maschen wie in den fibrösen Balken trifft man zahlreiche Zellelemente. Die Mehrzahl von diesen besteht aus leukocytenähnlichen Formen mit runden, relativ grossen Kernen und spärlichem Protoplasma um diese. Die anderen Zellen sind spindelförmig oder auch weit grösser und von kugeliger Gestalt. An manchen Stellen findet man einige Zellen der letztgenannten Art zu einem kleinen Haufen (*gr*) gruppirt, welcher um sich eine Hülle von Spindelzellen besitzt; an anderen Stellen sind die Zellen in Form eines runden Herdes (*Gr*) od. eines Stranges angeordnet. Auf Genaueres vermag ich weiter nicht einzugehen, weil das Gewebe nicht gut erhalten war, möchte deshalb auf die betreffende Fig. verweisen, welche einen Ueberblick über die genannte Struktur wohl gewährt.

3. Bezüglich der feinen Struktur der Nebenniere habe ich auf Seite 199 gesagt: „Die Communication zwischen den beiderlei Arten von Kanälchen (nämlich von kleinen Kanälchen und Samenleiter) konnte ich bei einer langen Serie von Schnitten nicht constatiren, und somit kann ich in dieser Beziehung die Braun'sche Angabe bestätigen." Ich habe nachträglich ein sehr gut erhaltenes Organ der ganzen Länge des Hodens nach, mit sammt dem angrenzenden Theil dieses letzteren, in Serien zerlegt und gefunden, dass die kleineren Kanälchen, welche Braun als Urnierenkanälchen bezeichnet hat, nicht nur mit dem grösseren Samenleiter communiciren, sondern auch auf der anderen Seite mit den Hodenkanälchen in continuirlicher Verbindung standen. In der Nähe des Hodens weist ihr Epithel eine ganz platte Form auf, gewinnt aber, je näher dem Samenleiter, um so mehr an Höhe und geht zuletzt auf das cylindrische Epithel des letzteren über. Die Härchen, welche ich damals an den Epithelzellen der kleineren Kanälchen hängen sah, muss ich jetzt für ein Kunstproduct erklären.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII, XXIV u. XXV.

Fig. 1. Genitalorgane der weiblichen Hatteria (linke Seite) *Bl* = Harnblase, *Bl'* = Mündung der Harnblase, *Cl* = Cloake, *d. R.* = dorsale Rinne der Ringfalte, *F* = Ringfalte, *H, H, H* = Haltband des Eileiters, *H. l.* = Harnleiter, *Kl* = Mastdarmklappe,

M. D. = Mastdarm, *N. N.* = Nebenniere, *Ost. abd.* = Ostium abdominale der Tube, *Ov* = Ovarium mit Eiern verschiedener Grösse, *P* = Parietalgekröse, *P. u. g.* = Papilla urogenitalis mit der Mündung des Uterus, *T* = distaler Abschnitt der Tube, *Ut* = Uterus.

Fig. 2. Ovarium mit lauter kleinen Eiern (rechte Seite), *mes* = Mesovarium, bei × ist die Wand geöffnet, um die inneren Balken zu zeigen.

Fig. 3. Dasselbe Ovarium im Querschnitt, zeigt einen vom Ansatz des Mesovariums (*mes*) eintretenden Balken, *Ei* = Eier.

Fig. 4 [1]). Querschnitt eines Theiles des Ovariums. Vergr. Zeiss, Oc. 2, Obj. A. 0,2; 0,4; 0,6; 0,8 mm bezeichnen die Follikel von dem betreffenden Durchmesser. *F. W.* = Follikelwand, *h. D.'* = innere helle Dotterschicht, welche das Keimbläschen unmittelbar umhüllt, *K. ep.* = Keimepithel, *lut* = Corpus luteum, *rad* = Zona radiata.

Fig. 5. Keimepithel mit 5 in Entwicklung begriffenen Eizellen. Zeiss Ocul. 2, Obj. A.

Fig. 6. Flächenansicht eines Follikelepithels. Vergr. wie oben.

Fig. 7. Profilansicht eines cylindrischen Follikelepithels (*F. ep.*). *F. W.* = Follikelwand. Vergr. wie oben.

Fig. 8. Follikel von etwa 1,0 mm Durchmesser. Vergr. wie oben. *d. D.* = dunkle Schicht des Dotters, *F. W.* = Follikelwand, *h. D.* = helle Schicht des Dotters, *h. D'.* = innere helle Schicht des Dotters, welche unmittelbar das Keimbläschen (*K*) umhüllt, *rad* = Zona radiata.

Fig. 9. Schnitt durch die Wand des vorigen Follikels. Zeiss Oc. 2, Immersion $^1/_{12}$. *F. ep.* = spindelförmige Zellen des Follikelepithels, *F. W.* = Follikelwand, *h* = eine helle Linie zwischen der äusseren hellen Dotterschicht (*h. D.*) und der Zona radiata (*rad*).

Fig. 10. Querschnitt durch den Trichter des Eileiters. Vergr. ca. 30×. *L, L.* = die beiden Lippen des Ostium abdominale, *Lig. lat.* = Ligamentum latum.

Fig. 11. Querschnitt durch das Ostium abdominale des Eileiters. Zeiss Ocul. 2, Obj. A. *Bl* = Blutgefässe, *Ep* = cylindrisches Flimmerepithel, *ep* = Plattenepithel der Serosa, *m, m, m* = Quergeschnittene Längsmuskulatur.

Fig. 12. Querschnitt durch den distalen Abschnitt des Eileiters. Vergr. wie oben, *Bl* = Blutgefässe, *Ep* = Flimmerepithel, *m. c.* = circulare, *m. l.* = longitudinale Muskulatur, *S* = Serosa, *subm* = Submucosa.

Fig. 13. Querschnitt durch den Uterus. Vergr. wie oben. *Bl* = Blut-

---

1) Die äusseren Umrisse der weiter folgenden Figuren sind mittelst des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen.

gefässe, *D* = schlauchförmige Drüsen, *Ep* = Flimmerepithel, *H* = Drüsenhals, *Lum* = Lumen des Uterus, *m. c.*, *m. l.* = circuläre und longitudinale Muskelschicht, *S* = Serosa, *Subm* = Submucosa.

Fig. 14. Querschnitt durch das distale Ende des Uterus. Vergr. wie oben. *Bl* = Blutgefässe, *Ep* = Flimmerepithel mit Beimischung der Becherzellen, *Lum* = Lumen, *m. c.*, *m. l.* = circuläre und longitudinale Muskelschicht, *m. sub.* Muskeln in der Submucosa, *Subm* = Submucosa.

Fig. 15. Querschnitt durch die Papilla urogenitalis. Vergr. wie oben. *D* = Eileiterdrüse (Braun's) *D'* = schlauchförmige Drüse, *Ep* = Epithel der Aussenfläche der Papille, *Ut* = Ende des Uterus, *dors* = dorsale Seite, *vent* = ventrale Seite.

Fig. 16. Längsdurchschnitt der Thymus. Vergr. wie oben. *b. B.* = bindegewebige Balken im Innern, *gr* = kleinere, *Gr* = grössere Anhäufung der Zellen, *W* = äussere Wand.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Die Zwischensubstanz des Hodens und ihre Bedeutung.

Von

Hans Beissner.

Hierzu Tafel XXVI.

In jüngster Zeit hat die Zwischensubstanz des Säugethierhodens erneut die Aufmerksamkeit der Histologen in Anspruch genommen. Dabei sind zwei der zuletzt aufgetretenen Autoren zu Deutungen dieser Substanz gelangt, die von den früheren Anschauungen ganz wesentlich abweichen.

Herr Prof. M. Nussbaum forderte mich daher auf, seine

im Jahre 1880 [1]) mitgetheilten Befunde mit den Resultaten der neuesten Untersuchungen durch eigne Beobachtungen zu vergleichen.

Ehe ich jedoch das Ergebniss meiner Untersuchungen darlege, möge mir gestattet sein, einen kurzen Ueberblick über die diesbezügliche Litteratur zu geben.

Derjenige, welcher zuerst und zwar im Jahre 1850 das Vorhandensein einer Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere nachwies, war Leydig und nicht Kölliker, welch letzteren Tourneux, Lenhossék und auch Plato den Entdecker der Zwischensubstanz nennen, obschon M. Nussbaum in seiner Arbeit: Von der Hodenzwischensubstanz (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. Bonn 1880) und auch Messing (Anatomische Untersuchungen über den Testikel der Säugethiere, Dorpat 1877) diesen Irrthum berichtigten. Leydig ist also der eigentliche Entdecker der interstitiellen Zellen des Hodens und hat diese Substanz auch nach ihm den Namen „Leydig'sche Zwischensubstanz" erhalten.

Er sagt in seinem Aufsatze: Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere (Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 2, Leipzig) wörtlich folgendes: „Aus der vergleichenden Histologie des Hodens hat sich ergeben, dass ausser den Samenkanälchen, Gefässen und Nerven sich noch ein constanter Factor im Säugethierhoden findet, eine zellenähnliche Masse nämlich, welche, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden ist, der Bahn der Blutgefässe folgt, die Samenkanälchen aber allenthalben einbettet, wenn sie an Menge sehr zugenommen hat. Ihr Hauptbestandtheil sind Körperchen von fettartigem Aussehen, in Essigsäure und Natron causticum unveränderlich, farblos oder gelblich gefärbt; sie umlagern helle, bläschenförmige Kerne, und ihre halbflüssige Grundmasse mag sich wohl auch zu einer Zellmembran verdichten, wenigstens zieht sich bei manchen Säugethieren um den ganzen Körnerhaufen eine scharfe Contour, auch ist bei vielen der ganze Habitus so, dass man von einer fertigen Zelle sprechen kann."

Kölliker giebt erst im Jahre 1854 in seiner „Mikro-

1) M. Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 18. pag. 85.

skopischen Anatomie oder Gewebelehre der Menschen" (Bd. 2 zweite Hälfte, Leipzig) eine Beschreibung der Hodenzwischensubstanz, in der er auch die Leydig'sche Abhandlung aufführt. Er rechnet die Substanz zum Bindegewebe.

Henle (Handbuch der systematischen Anatomie, 2. Aufl., Bd. 2, Braunschweig) war der erste, der sich mit ihr eingehender beschäftigte und sie genauer beschrieb. Besonders schön traf er sie an beim Kater, Eber und Maulwurf. Nach seiner Beschreibung waren die interstitiellen Zellen von regelmässiger, oft eckiger Gestalt, wie die Leberzellen oder die Pigmentzellen der Retina, in Gruppen oder schlangenförmigen Zügen angeordnet, ohne ein Lumen zu begrenzen oder eine Fläche epithelartig zu bekleiden. Sie besassen ein reichliches, stark granulirtes Protoplasma, in dem sich sehr häufig braunes Pigment, zuweilen auch Fetttropfen vorfanden. Ihr Kern war gross und bläschenförmig, meist mit grossem, deutlich erkennbarem Kernkörperchen. Die Räume zwischen den Zellen waren mit einer feinen, faserigen Zwischensubstanz ausgefüllt. Die Bedeutung dieser Zellen war Henle räthselhaft.

Ludwig und Tomsa (Die Lymphwege des Hodens. Sitzungsbericht der math.-naturw. Klasse der k. Akad. der Wiss. Bd. 46. Wien 1862) behaupten, dass in den Zwischenräumen der interstitiellen Zellen die Lymphbahnen entstehen und äussern sich über die Beschaffenheit derselben folgendermaassen: „Es gehen von den Adventitien der Gefässe zahlreiche fibrilläre Fortsätze ab, und die Anschwellung, die diese Fibrillen zeigen, müssen auf dieselbe Weise wie oben gedeutet werden, als Stücke von schief abgeschnittenen Gefässwänden und als eingelagerte, zellenartige Körper."

Boll bringt in seiner Arbeit vom Jahre 1869 (Beiträge zur mikroskop. Anatomie der acinösen Drüsen) die Zwischensubstanz zum ersten Male in nähere Beziehung zu dem Gefässsystem. „Sehr merkwürdig" sagt er, „war die Structur der Blutkapillaren, die eine deutliche Zusammensetzung aus ziemlich starken, deutlich begrenzten, polygonalen, granulirten Zellen zeigten, sodass ich zuerst daran dachte, feine Schläuche eines echten Epithels vor mir zu haben, bis ich durch die Anwesenheit von Blutkörperchen innerhalb derselben eines Besseren belehrt wurde."

Waldeyer (Archiv für mikr. Anatomie Bd. 11. 1870) reihte die Zwischensubstanz den Plasmazellen ein, die besonders gerne Fett theils in grossen, theils in kleinen Tropfen aufnehmen, doch nicht mit den Mastzellen Ehrlich's oder den Plasmazellen Unna's identisch seien. In seiner Arbeit: Die Entwicklung der Carcinome (Virchow's Archiv Bd. 55) fasst er die Substanz als einen Zellenbesatz, namentlich der kleinen Arterien des Hodens, als sogenannte Perithelien auf.

F. Hofmeister (Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere. Sitzber. der math.-naturw. Classe der k. Akadem. der Wissenschaften. Bd. 65, Abth. III, Wien 1872) fasst den in Rede stehenden Gegenstand als epitheliales Gebilde auf, das unabhängig ist vom Verlauf der Blutgefässe. Eine eingehende, genaue Deutung desselben glaubt er aber erst geben zu können nach Bekanntsein der Entwicklung des Hodens und dem genauen Studium des Bindegewebsgerüstes. Da aber die Blutgefässe in den Spalträumen zwischen den Hodenkanälchen verlaufen, so ist es selbstverständlich, dass sie mit der Zwischensubstanz streckenweise zusammentreffen müssen. Wichtig sind seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, bei denen er fand, dass bei einem viermonatlichen Menschenembryo die Intercellularsubstanz ungefähr $^2/_3$ des Parenchyms einnahm, beim achtjährigen Knaben jedoch nur noch $^1/_{10}$ des Volumens betrug. Während der Geschlechtsreife erfährt sie eine bedeutende Vermehrung, beim einundzwanzigjährigen Manne ist sie stark entwickelt und mit Fett und Pigment reich versehen. Im functionirenden Hoden fehlt nach seinen Angaben das Fett niemals. Auch er rechnet die Substanz zu dem Bindegewebe und glaubt auch alle Uebergangsformen zwischen fixem Bindegewebe und typischen interstitiellen Zellen nachweisen zu können.

Mihalkovics (Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. Arbeiten aus der phys. Anstalt zu Leipzig. 1874) lässt auch in den Zwischenräumen der Substanz die Lymphbahnen entstehen und sich von diesem primären Lückensystem in die grösseren, mit Endothel bekleideten Lymphgefässe fortsetzen. Er findet im Katerhoden die Substanz in „Drüsengängen" angeordnet und hält sowohl beim Kater als auch bei allen anderen Säugethierhoden das Vorhandensein von Fett in den Zwischenzellen für das Bemerkenswertheste.

R. S. Harvey (Ueber die Zwischensubstanz des Hoden. Centralblatt für d. med. Wissenschaft 1875, Nr. 30) hielt die Intercellularsubstanz für ein nervöses Element, er fand „ein eigenthümliches, ausserordentlich reichhaltiges Beispiel von mit Zellen versehenen, kernhaltigen, vasomotorischen Nervenfasern."

Diese Anschauung, dass es sich um nervöse Apparate handele, wurde bald darauf von Jacobson (Zur path. Histologie der traumatischen Hodenentzündung. Virch. Archiv Bd. 75) widerlegt. Ausserdem giebt dieser Autor noch an, dass bei pathologisch verändertem Hoden des Hundes die Zwischensubstanz bis zum Verschwinden der Samenkanälchen vermehrt sei.

Eine fast ebenso ausführliche und fast zu denselben Resultaten führende Arbeit wie Hofmeister lieferte Messing in seiner Doctor-Dissertation. (Anatomische Untersuchungen über die Testikel der Säugethiere. Dorpat 1877).

In seiner Zusammenfassung am Schlusse heisst es: „Die Leydig'sche Zwischensubstanz bildet, wie Leydig zuerst mit Recht bemerkt hat, einen constanten Bestandtheil des Säugethierhodens. Sie ist aber nicht gleich reichlich in allen Hoden vorhanden. Reich an derselben sind die Hoden des Ebers, des Hengstes, des Maulwurfs, der Ratte, wogegen sie beim Kaninchen nur spärlich zu finden ist. Die Zellen der Zwischensubstanz sind granulirt, pigmenthaltig, von verschiedener Grösse, enthalten einen runden Kern mit ein bis zwei Kernkörperchen. Diese Zwischensubstanz wird heute mit sehr geringen Ausnahmen von Allen zu der Gruppe der Bindesubstanzen gerechnet. Es wäre lohnenswerth zu versuchen, auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte die Natur dieses ungekannten Hodenbestandtheils näher kennen zu lernen."

M. Nussbaum beweist in seiner Arbeit: Von der Hodenzwischensubstanz (Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 18, pag. 85, 1880), dass die Zwischensubstanz bei Säugethieren, Reptilien und Vögeln constant vorhanden ist, dem Laufe der Blutgefässe folgt, aber keine Scheiden um dieselben bildet, wie Boll angegeben hatte. Die Zahl der in einzelnen Strängen oder Kugeln gruppirten Zellen schwankt bedeutend; oft liegen viele, oft nur wenige Zellen zusammen, selten ist eine einzige Zelle, von Bindegewebe eingehüllt, isolirt anzutreffen. „Wenn man nicht zu dünne Schnitte von Hoden, die in Müller'scher Flüssigkeit er-

härtet wurden, zerzupft, so kann man, namentlich bei jüngeren Thieren, eine continuirliche Haut um die einzelnen Gruppen von Zwischensubstanzzellen nachweisen, sodass man von „Schläuchen", wie sie im Eierstock bekannt sind, reden könnte. Die Ueberosmiumsäure schwärzt die in den Zellen der Zwischensubstanz enthaltenen Körnchen und macht die Zellgrenzen deutlich; doch gelingt es nur schwer, bei dieser Behandlung Kerne der Umhüllungsmembran nachzuweisen".

Die Unabhängigkeit der Zwischensubstanz von den Blutgefässen zeigt er an einem Präparat von Sciurus vulgaris, dem Eichhörnchen, wo diese Verhältnisse in ganz ausnehmend schöner Weise zu sehen sind. Die Abgrenzung der Zwischensubstanz in grössere und kleinere, mit eigener Membran versehene Kugeln weist sofort jede intimere Beziehung zu den Blutgefässen zurück, die bei langgestreckter Anordnung, wie sie sich vornehmlich beim Kaninchen findet, wohl vermuthet werden könnte.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht vermuthet er, dass die Hodenzwischensubstanz und die homologe Substanz im Eierstock aus P f l ü g e r'schen Schläuchen entstehe, die auf einem niedrigen Entwicklungsgrade stehen geblieben seien und sich früher zu functionirenden Hodenschläuchen oder zu Eiern hätten ausbilden können.

Und am Schlusse seiner Arbeit heisst es: „Bei den höheren Thieren verkümmert demgemäss eine grosse Anzahl von Keimen und bildet im Hoden und Eierstock eine Substanz, die in Schläuchen oder Nestern zwischen den zur Reife gelangenden Theilen persistirt und bestimmte Veränderungen erleidet, indem sie im Eierstock mit der Reifung der Follikel vernichtet, durch die periodische Neubildung von Eischläuchen wieder ersetzt wird, im Hoden dagegen persistirend, das bisher unter dem Namen der L e y d i g'schen Zwischensubstanz bekannte Gewebe bildet."

Ferner zeigt er noch, dass die schlauch- oder kugelförmigen Bildungen der Zwischensubstanz im Hoden und Eierstock von den Plasmazellen absolut verschieden sind, da beide Formen nebeneinander vorkommen. Die Plasmazellen sind meist im Hoden spindelförmig und heben sich durch ihren mit Dahlia tiefblau gefärbten Zellenleib, indem der Kern eine wie mit einem Locheisen ausgestanzte Lücke bei schwächerer Vergrösserung vortäuscht, von dem ganzen übrigen ungefärbten Gewebe scharf

und bestimmt ab. Man sieht auf den ersten Blick, dass beide Bildungen nichts mit einander gemein haben.

Hansemann (Archiv für path. Anatomie und Physiol. v. Virchow Bd. 142. 1895. Ueber die sogenannten Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei pathol. Veränderungen) zeigt, dass die Intercellularsubstanz, die die Kanälchen wie ein feines Netz umspinnt, der Bindegewebsreihe angehört.

Sehr interessant sind seine Versuche am Murmelthier, durch die er fand, dass das schlafende Thier zwischen den Hodenkanälchen keine interstitielle Zellen, sondern nur feine spindelförmige Zellen besitzt, dass aber beim wachen, thätigen Thiere die Zwischensubstanz mit zahlreichen Zellen angefüllt ist. In ihm regte sich zuerst der Verdacht, dass die Zwischensubstanz kein constanter Factor, sondern entweder individuell verschieden oder bloss unter gewissen Bedingungen vorhanden sei. Hierin bestärkte ihn noch die Thatsache, dass beim pathologisch veränderten Hoden des Hundes die Zwischensubstanz bis zum Verschwinden der Samenkanälchen vermehrt war.

Zum Schlusse dieser Literaturangabe sei es mir gestattet gleich noch eine Abhandlung von von Bardeleben (Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. Archiv für Anat. und Physiol. 1897. Supplementband) anzuführen, die mir erst nach Abschluss meiner Arbeit vorlag.

Von Bardeleben untersuchte nur Hodenmaterial, welches von Hingerichteten entnommen war und zwar unmittelbar nach der Enthauptung. Dieser Autor nimmt an, das die Zwischensubstanzzellen im Laufe des Lebens, conform den physiologischen Phasen, ihre inneren Structuren sowohl, wie ihre äusseren Verhältnisse, Grösse, Form und Lage, verändern. Er findet sie in compacten Massen oder in Strängen, Gruppen und Nestern angeordnet, gelegentlich aber auch vereinzelt dicht bei einander ohne Zwischensubstanz, dann auch wieder polyedrische Formen von echt epithelialem Habitus. Die Grenzlinien sind nicht glatt und gerade, sondern mit feinsten Zacken versehen, als Ausdruck von Intercellularbrücken. Gelegentlich kommen breite Brücken vor, die wohl auf eine kurz vorhergegangene Theilung zu beziehen sind. Eine Zellmembran ist nicht vorhanden, aber eine Art von Kruste nicht in Abrede zu stellen. Als Einlagerungen in die Zellkörper findet er Krystalle, Pigmentkörnchen und Fett.

Der Kern ist kugelig oder vierkantig oder oval, meist aber unregelmässig und excentrisch gelegen. Mitose stellt er für diese Zellen in Abrede, dagegen hat er amitotische Theilung oft beobachtet.

Die Wandung der Hodenkanälchen besteht nach dem genannten Autor ursprünglich nur aus einer Schicht, die er Intima nennt und die weder wasser- noch zellendicht ist; sie lässt nicht nur Lymphe, sondern auch Leucocyten durch. Die äusseren Schichten der Wand bestehen aus Lamellen, die auch weder eigentlich fibrillär, noch in sonstigem Sinne lamellär, das heisst zusammenhängende Membranen bilden.

Er behauptet nun, dass die Zwischensubstanzzellen eine grosse Aehnlichkeit mit den Sertoli'schen Zellen besitzen und glaubt, dass diese letzteren Uebergangsformen von einer ursprünglich epithelialen Zellform darstellen, deren Jugendformen aber nicht innerhalb, sondern ausserhalb der Kanälchen in Gestalt der Zwischenzellen zu suchen sind. An Zeichnungen weist er nach, dass diese Zwischenzellen durch die nach Durchtränkung mit Lymphe entstandenen Räume und Lücken in der Wand der Tubuli hindurchwandern und in das Innere des Tubulus gelangen, wo sie zu Sertoli'schen Zellen werden. Sie sind epitheliale Bildungen, welche schliesslich dem Untergange anheimfallen, nach dem sie ausserordentlich wichtige Functionen ausgeführt haben.

Da aber nach den Untersuchungen von la Valette St. George's[1]) die sogenannten Sertoli'schen Zellen ganz gewiss in den Hodenkanälen entstehen und Ueberreste der von Follikelzellen umhüllten Spermatogemmen darstellen, so wird man der von v. Bardeleben behaupteten Art der Umformung der Zwischensubstanz des Hodens nicht ohne Weiteres zustimmen können.

Aus der hier in kurzen Zügen angeführten Literatur ersehen wir nun, dass die Hodenzwischensubstanz seit ihrer Entdeckung von den verschiedensten Autoren in der verschiedensten Weise gedeutet und erklärt worden ist. So gehört sie nach Leydig, Kölliker, Boll, Messing und Hansemann

1) Vergl. namentlich dieses Arch. Bd. XV, Fig. 125—137 der Taf. 19 über Spermatogenese des Menschen.

zum Bindegewebe; Ludwig, Tomsa und Mihalkovics lassen die Lymphbahnen in ihr entstehen; Harvey glaubt bestimmt nervöse Apparate in ihr zu erkennen, Hofmeister ist geneigt, sie als Epithelialgewebe aufzufassen, Waldeyer rechnet sie zu den Plasmazellen, Nussbaum hält sie für Gebilde, die identisch sind mit den Pflüger'schen Schläuchen und also vom Keimepithel abstammen, und v. Bardeleben endlich nennt sie Jugendformen der Sertoli'schen Zellen.

Plato stellt nun in seiner Arbeit: Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiologische Bedeutung (Archiv f. mikr. Anat. Bd. 48. Jahrg. 1897) eine ganz neue Behauptung über die Bedeutung der Hodenzwischensubstanz auf. Er sagt nämlich in seiner Einleitung: „Es schien mir nun im höchsten Grade wahrscheinlich, dass ein Organ, welches in den verschiedenen Entwicklungs- und Functionsstadien des Hodens ein so verschiedenes Aussehen darbietet, zu der specifischen Function der Drüse, der Bildung des Samens, in einer engeren Beziehung stehen müsse, als es bisher angenommen wurde, und dass die in der Literatur zerstreut aufzufindenden, widersprechenden Angaben über Anhäufung, Aussehen und Inhalt der interstitiellen Zellen bei ein und demselben Thiere eben darauf zurückzuführen seien, dass den verschiedenen Autoren bald in voller Function befindliche, bald nicht oder wenig functionirende Hoden vorgelegen haben."

Bestärkt wurde er nun in dieser seiner Auffassung noch durch die Entdeckung Hansemann's, dass der Hoden des Murmelthiers bei ruhender Spermatogenese, im Zustande des Winterschlafes, keine interstitiellen Zellen zeigt, während ein Thier zwei Monate nachher in der thätigen Drüse die Zwischensubstanz in einer an ein grosszelliges Sarkom erinnernden Mächtigkeit aufweist.

Er beschränkte sich nun bei seinen Untersuchungen im wesentlichen auf das Studium des functionirenden Katerhodens und richtete sein Augenmerk vor allem auf den wesentlichen Inhalt der Zwischensubstanz, auf das von allen Autoren in übereinstimmender Weise in derselben angetroffene Fett.

Da es nicht ausgeschlossen war, dass Plato seine Resultate wesentlich der Anwendung einer von allen bisher abweichenden Präparationsmethode verdankte, so habe ich für eine Serie von Präparaten desselben Objects mich genau nach

den Angaben Plato's gerichtet, um so die Resultate seiner Arbeit einer Prüfung unterziehen zu können.

Als Fixationsmittel benutzte ich daher wie Plato das Hermann'sche Platin-Osmiumgemisch (1% Platinchlorid 15, 2% Osmiumsäure 4, Eisessig 1 Theil) und ausserdem, wie namentlich die älteren Autoren, den 80procentigen Alkohol, der nach kurzer Zeit der Einwirkung durch erst allmählich in der Concentration steigenden Alkohol ersetzt wurde. Die ersten Präparate fertigte ich Anfang Januar von einem Katerhoden an, der sich noch nicht in Function befand, während die meisten Präparate von Thieren stammen, die Ende Februar und Anfang März getödtet wurden, deren Geschlechtsdrüsen sich also in voller Thätigkeit befanden. Bei Herstellung der Präparate ging ich folgendermaassen vor:

Das Thier wurde mit Aether narcotisirt und ihm während der Narcose das Scrotum in der Mittellinie gespalten. Beide Testikel wurden bis auf die Albuginea freigelegt, das Vas deferens bis an den Leistenkanal herauspräparirt, so dass erstere an demselben frei aus der Bauchhöhle heraus hingen. Der Samenstrang des einen Hodens wurde nun ungefähr zwei Finger breit darüber unterbunden und in den Testikel unter die Albuginea $1^1/_2$ ccm Hermann'sche Flüssigkeit mit der Pravazspritze injicirt. Der Hoden schwillt darauf sofort zu einem derben, harten Tumor an und wird nun, nachdem das Vas deferens oberhalb der Ligatur durchschnitten ist, mit einem scharfen Rasirmesser in eine obere und untere Hälfte getheilt und in einem Gefässe mit Hermann'scher Flüssigkeit aufbewahrt. Der Testikel der anderen Seite wurde nicht injicirt. Die eine Hälfte desselben kam ebenfalls in Hermann'sche Flüssigkeit, die andere in Alkohol 80%, der nach einer Stunde erneuert wurde.

In der Hermann'schen Flüssigkeit liess ich die Stücke zwei Tage liegen, wusch sie dann 24 Stunden lang in fliessendem Wasser aus, worauf sie in Alkohol von allmählich steigender Concentration kamen. Aus dem 96% Alkohol brachte ich sie eine Stunde lang in Alkohol absolutus, eine halbe Stunde in Xylol und liess sie dann eine Stunde in flüssigem Paraffin bei 50° R. stehen, worauf sie in Paraffin eingebettet wurden.

Plato zog im 70 oder 80% Alkohol und zwar so, dass das Präparat stets unter Spiritus blieb, die Albuginea ab; dieses

schien mir nicht vortheilhaft, da man auch bei grösster Vorsicht doch die Drüsensubstanz durch Druck verletzen kann und dadurch eine Verschiebung der einzelnen Theile gegen einander hervorruft; und ausserdem war es auch gerade meine Absicht, Schnitte zu bekommen, die den Zusammenhang zwischen Drüsensubstanz und Albuginea klarlegten.

Die in Alkohol befindlichen Stücke des Hodens wurden öfters in frischen 80% Alkohol gebracht und am dritten Tage auf dieselbe Weise eingebettet, wie die in Hermann'scher Flüssigkeit befindlichen.

Von allen eingebetteten Präparaten fertigte ich 3—5 μ dicke Serienschnitte an, fixirte sie auf dem Objectträger mit Collodium—Nelkenöl und löste darauf das Paraffin in Xylol. Aus dem Xylol kommt der Objectträger in absoluten Alkohol, Alkohol 80%, 70% und 50% und aus diesem in die Heidenhain'sche Hämatoxylinlösung, wo er circa 15 Minuten verbleibt. Darauf werden die Schnitte in destillirtem Wasser ausgewaschen, kommen jetzt in umgekehrter Reihenfolge in 50%, 70%, 80% Alkohol und aus dem absoluten Alkohol nochmals in Xylol und werden dann in Xylol—Canadabalsam eingeschlossen.

Im Laufe meiner Untersuchungen machte ich aber die Wahrnehmung, von der auch Plato in seiner Arbeit berichtet, dass nämlich bei den Xylol—Canadabalsam-Präparaten gerade die fetthaltigen Partien des Präparats, auf die es hauptsächlich ankommt, mit der Zeit sehr abblassten, so dass man sich später kein richtiges Bild mehr von dem Fettgehalte machen konnte. Dem versuchte ich abzuhelfen durch Anfertigung einiger Glycerinpräparate, bei denen die Abblassung auch in Wirklichkeit viel weniger eintrat als bei den übrigen.

Zu diesem Zwecke durften die Präparate nach der Färbung nicht mehr mit Alkohol zusammengebracht werden, sondern ich bedeckte sie, sobald sie ausgewaschen waren, mit einem Tropfen Glycerin und legte das Deckgläschen auf. Um solche Präparate nun längere Zeit aufbewahren zu können, muss das Glycerin luftdicht abgeschlossen und das Deckgläschen fixirt werden. Hierzu bedient man sich der sogenannten Umrandungsmassen, mit denen man das Deckgläschen umzieht. Diese Massen haften am Glase, erstarren, verbinden das Deckgläschen mit dem Objectträger und schliessen das Glycerin luftdicht ab. Ich be-

diente mich zu diesem Zwecke eines einfachen Wachsstabes und zog mit dem schmelzenden Wachs einen Rand um das Deckgläschen, der dann, um die Präparate auch mit Oelimmersion untersuchen zu können, mit einer alkoholischen Schellacklösung überstrichen wurde.

Das Bild, welches uns nun ein solches mit Hermann'scher Flüssigkeit behandeltes Präparat bei schwacher Vergrösserung darbietet, ist folgendes. Zunächst fällt eine Menge von hellen, oft kreisrunden, bald ovalen, bald S-förmig gekrümmten oder auch langgestreckten Partien auf, die sich als Durchschnitte von Samenkanälchen erweisen und die, je nachdem sie gerade vom Messer getroffen wurden, eine von obigen Formen angenommen haben. Die Räume zwischen diesen Tubuli werden von einer dunkleren Substanz ausgefüllt, die sich der Form der Kanälchen eng anschmiegt und so bald Ellipsen, Dreiecke, verschobene Vierecke, bald langgezogene Stränge oder formlose Nester bildet. An den meisten Stellen dieser Zwischensubstanz kann man feine, durch die Osmiumsäure schwarz gefärbte Körnchen, Fettkörnchen, unterscheiden, die in das Protoplasma der einzelnen Zellen eingelagert sind und, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden sind, den Zellkern deutlich durchschimmern lassen, oft aber auch eine formlose schwarze Masse bilden, die jede Structur der Zellen verdeckt. In diese dunkleren Partien sind dann noch hellere Bindegewebszüge und auf dem Quer- oder Längsschnitt getroffene Gefässe eingelagert.

Bei den Alkoholpräparaten fällt der Unterschied zwischen hellen und dunkleren Partien weg und können wir hier, da die in den Osmiumpräparaten geschwärzten, das Bild störenden Körnchen fehlen, die Zellstructur der Zwischensubstanz genauer betrachten. Hier zeigen sich bei stärkerer Vergrösserung deutlich eine Reihe von aneinander gelagerten polygonalen Zellen, deren Zellgrenzen bald mehr, bald weniger deutlich hervortreten. Der Zellleib weist ein weitmaschiges Netzwerk auf, das auch an den in Osmiumsäure geschwärzten Zellen an den Stellen auftritt, wo durch die nachfolgende Behandlung mit Xylolbalsam die Körnchen aufgelöst wurden.

Der Kern der Zellen liegt meist excentrisch, ist rund oder polyedrisch und hat einen deutlich erkennbaren Nucleolus, von dem ein zartes Chromatingerüst ausstrahlt.

Die eingelagerten Körnchen in den Osmiumpräparaten sind meist von runder Gestalt, nur da, wo sie in grossen Mengen bei einander liegen, gegen einander abgeplattet, am häufigsten etwas kleiner als die Zellkerne, manchmal aber auch doppelt und dreifach so gross. Ebenso verschieden wie ihre Grösse ist die Intensität ihrer Färbung, die zwischen dem hellsten Braun und dem tiefsten Schwarz schwankt. Wie Plato habe auch ich die Beobachtung gemacht, dass bei der leider sehr bald eintretenden Entfärbung der Präparate diese nicht einheitlich vor sich geht, sondern dass gewisse Strecken von Zellen ihre Färbung verlieren, während dicht daneben andere Gebiete sie längere Zeit noch in ihrer ganzen Stärke beibehalten.

In Betreff der näheren Beziehungen der Zwischensubstanz zu den Samenkanälchen möchte ich zunächst eine Stelle aus Plato's Abhandlung anführen. Er sagt nämlich auf Seite 290:

„Die Tubuli erscheinen auf den Querschnitten in der Regel von doppelten Contouren begrenzt, an welche sich nach aussen hin unmittelbar die interstitiellen Zellen mit ihrem reichen Fettgehalte anlegen. Betrachten wir die Grenzcontouren unter starker Vergrösserung, so sehen wir, dass die Wandung der Tubuli keine in sich geschlossene Membran ist, als welche sie den älteren Autoren imponirte, dass sie vielmehr Lücken und Spalten aufweist, welche das Innere der Tubuli mit den interstitiellen Räumen verbinden. Ja man kann in Anbetracht der oft nicht unbeträchtlichen Dicke der aus mehreren Lagen von Bindegewebsfibrillen bestehenden Wandungen, wie ich glaube, von „Kanälchen" reden, und werde ich diese meines Wissens bisher noch nicht in ihrer Bedeutung erkannten Gebilde fortan mit diesem Namen bezeichnen."

Diese Kanälchen erläutert Plato nun weiter an seinen beigefügten Zeichnungen. Dort sieht man die scharfen Contouren der Wandung eines Samenkanälchens in einer Breite, welche ungefähr dem Durchmesser eines Kernes der interstitiellen Zellen entspricht, unterbrochen und findet dort eine helle Masse mit Andeutungen einer gegen das Lumen der Tubuli convergirenden Streifung. Die seitliche Begrenzung dieses Kanälchens wird durch zwei scharfe Linien gebildet, die sich bis tief in die Zwischensubstanzzellen verfolgen lassen, und die in dem von ihnen begrenzten Raume in der Wandung des Tubulus ein abge-

stumpft keilförmiges, mit seitlichen Einschnürungen versehenes Fettkorn enthalten. Wir sehen also einen sich aus der Zwischensubstanz in das Innere des Tubulus senkenden Trichter, der die Wand des Tubulus durchbohrt und in dessen Inneren sich Fetttropfen finden, und zwar befindet sich der Trichter meistens gerade in dem Fusse einer Sertoli'schen Zelle.

Plato nimmt nun auch noch weiterhin an, dass diese Kanälchen nicht erst in jedem einzelnen Falle von den Fettkörnchen gebildet werden, sondern dass sie präformirte Gebilde sind. Er sucht dies dadurch zu stützen, dass er sagt, falls diese Kanälchen nicht präformirt seien, sie sich sofort nach Passiren des Fettkorns wieder zusammenziehen müssten und führt dann noch an, dass sich auch an Stellen, welche von Fett völlig frei sind, demnoch Lücken in der Wandung des Tubulus finden, die eine grosse Aehnlichkeit mit den fetthaltigen Kanälchen besitzen. Ausserdem schliesst er auch aus der Thatsache, dass sich die Fettkörnchen bald vor, bald ganz oder theilweise in dem Lumen der Kanälchen finden, dass durch diese Kanälchen eine Strömung von Fettkörnchen stattfindet und zwar in der Richtung aus der Zwischensubstanz gegen das Lumen der Tubuli. Dies letztere sucht er entwicklungsgeschichtlich nachzuweisen, indem er anführt, dass die Fettkörnchen zuerst in den interstitiellen Zellen und zwar schon in einem sehr frühen Stadium auftreten, in welchem letztere noch durch breite bindegewebige Lamellen von der Wandung der Tubuli getrennt sind und eine Communication zwischen diesen und der Zwischensubstanz noch nicht nachzuweisen ist. Mit zunehmendem Wachsthum legen sich nun die interstitiellen Zellen immer enger an die Wand der Tubuli an. Die Entwicklungsgeschichte der Zwischensubstanz spreche also für eine aus derselben gegen das Lumen der Tubuli gerichteten Fettkörnchenströmung.

Ueber den Zweck dieser Fettkörnchenströmung äussert er sich, nach einer längeren Besprechung der Verhältnisse im Mäusehoden, folgendermaassen: „Ich glaube in den interstitiellen Zellen, des Katerhodens wenigstens, ein Organ sehen zu dürfen, welches das für die Ernährung der reifenden Samenfäden nötige Fett resorbirt und aufspeichert, und halte für den wichtigsten Befund die beschriebenen Kanälchen, welche die aufgespeicherten Vorräthe dem Orte ihrer Bestimmung entgegenführen."

Plato behauptet also zunächst, dass sich die interstitiellen Zellen von aussen her unmittelbar an die Samenkanälchen anlegen. Diese Behauptung ist, glaube ich, nicht völlig richtig, und ich möchte dies an mehreren Abbildungen beweisen. So sieht man in Fig. 1, die einem Alkoholpräparat entnommen ist, rechts die Membrana propria zweier Tubuli, deren Inhalt nicht eingezeichnet ist, da er hierbei noch nicht in Frage kommt. Diese Membrana propria besteht aus mehreren Lamellen, in die deutlich erkennbar länglich ovale Kerne eingelagert sind. So schön wie hier treten die Kerne aber nur in den Alkoholpräparaten zu Tage, während sie in den mit Osmium gefärbten Schnitten nur mit grosser Mühe nachzuweisen sind und auch dann nicht an allen Stellen gleich deutlich. Den Raum zwischen den beiden angedeuteten Samenkanälchen füllt eine Anzahl eng zusammenliegender polygonaler Zellen der Zwischensubstanz aus, deren Zellgrenzen scharf hervortreten. Was nun hier besonders bemerkenswerth ist und wohl auch gegen die Behauptung Plato's sprechen dürfte, ist, dass sowohl das längliche Conglomerat von Zellen, als auch die beiden kleineren Zellgruppen unten von einer deutlich erkennbaren Membran umhüllt sind, in der auch die Kerne klar hervortreten, die an Grösse und Form denen der Membrana propria der Hodenkanälchen gleich kommen.

Wir haben es also hier, wie ja auch schon Nussbaum in seiner oben erwähnten Arbeit dargethan hat, mit isolirten Schläuchen zu thun, in welche die Zwischensubstanzzellen eingeschlossen sind, und die den Tubuli gegenüber also völlig unabhängig dastehen. In Fig. 2 und 3, die den Osmiumpräparaten entnommen sind, wird die Membran und die Unabhängigkeit derselben von der Membrana propria der Tubuli ebenfalls deutlich sichtbar, nur sind dort die Kerne der Membran nicht zu erkennen.

In Figur 2 sind in die Zwischensubstanzzellen einige durch die Osmiumsäure geschwärzten Körnchen eingelagert, während in Figur 3 keine vorhanden sind. In beiden Präparaten kann man sich aber sehr gut davon überzeugen, dass auch die Blutgefässe in keinerlei Beziehungen zu den interstitiellen Zellen stehen. Die Umhüllungsmembran letzterer, sowie die Adventitia der Gefässe sind durch einen deutlichen Zwischenraum von einander getrennt, wovon man aber nur dann ein klares Bild bekommt, wenn das Gefäss genau auf dem Querschnitt getroffen ist.

Ist das Gefäss nämlich schräg getroffen, so liegt im Bilde ein Theil der Zwischensubstanz noch unter der Wandung desselben, das Bild wird verschwommen und undeutlich und eine Trennung der Adventitia und der Umhüllungsmembran wird dadurch unmöglich gemacht. Da die Gefässe in der Zwischensubstanz verlaufen, so müssen sie ja mit dieser in enge Berührung kommen, aber Communicationen, wie sie von älteren Autoren angenommen wurden, sind sicher nicht vorhanden.

Was nun die Kanälchen in der Wandung der Membrana propria der Tubuli, von denen Plato spricht, angeht, so ist es mir nicht gelungen, dieselben, trotz eifrigen Suchens in allen meinen Präparaten, nachzuweisen. Dies ist ja allerdings noch kein Beweis für das Nichtvorhandensein derselben, aber angenommen, es sind Kanälchen in der Wandung vorhanden, so müssten die Fettkörnchen doch immer erst die Umhüllungsmembran der Zwischensubstanzzellen passirt haben, ehe sie in dieselben gelangen können und von da in das Innere des Tubulus. Denn in den Präparaten, wo die Zwischensubstanz eines functionirenden Katerhodens von Fett strotzte, befand sich die Hauptmasse desselben immer innerhalb der Umhüllungsmembran der Zellen und nur einige spärliche Tropfen zerstreut in dem Bindegewebe, die aber auch durch die Messerführung aus ihrem Zusammenhange mit den übrigen gelöst und an jene Stellen verlagert sein können. Und gerade diese Stellen, wo vereinzelte Tropfen, wie in Figur 4, der Wand der Tubuli eng anlagen, habe ich zum Gegenstande genauester Untersuchung mit Immersionslinsen gemacht, aber niemals ein dem Plato'schen Gebilde ähnliches gefunden. Oft lagen auch grössere Tropfen von Fett im Innern des Tubulus und zwar in den Fussplatten der Sertolischen Zellen, meist aber nicht deutlich erkennbar und nur in solchen Tubuli, die auf dem Schräg- oder Längsschnitt getroffen waren, sodass ein Vorhandensein des Fettkornes im Innern des Samenkanälchens wohl nur vorgetäuscht wurde.

Plato giebt selbst zu, dass das Auffinden der Kanälchen schwierig ist, und dass sie sich auch nicht an allen Stellen, wo Sertoli'sche Zellen die Wandung der Tubuli berühren, finden. Wie kann er aber dann diesen gewissermaassen seltenen Gebilden eine so grosse Bedeutung für das Zustandekommen der Spermatogenese zuschreiben? Werden denn die reifenden Samenfäden,

die an Sertolischen Zellen liegen, die keine Kanälchen tragen, nicht ernährt? Diese Fragen sind doch gewiss berechtigt, wenn Plato seinen Gebilden eine so grosse Bedeutung für die Unmasse von reifenden Spermatosomen beimisst.

Ich habe zur Anfertigung meiner Zeichnungen nur solche Stellen in meinen Präparaten benutzt, wo die in Frage kommenden Tubuli genau quer durchschnitten waren, um jedem Irrthum und jeder Unklarheit der Bilder vorzubeugen. In Figur 4 sieht man zwei auf dem Querschnitt getroffene Tubuli mit einigen Spermatogonien. Eingekeilt in den Winkel, den die beiden Samenkanälchen mit einander bilden, liegen zwei Complexe von interstitiellen Zellen, beide von einer scharf hervortretenden Membran umgeben, die besonders deutlich an dem unteren Complex gegenüber der Membrana propria des Tubulus ausgesprochen ist. Das Innere der Zwischensubstanzzellen ist von einer Menge eng zusammenliegender Körnchen angefüllt, die jede Structur der Zellen verdecken und nur im unteren Schlauche zwei Zellkerne durchschimmern lassen. Ausser den Körnchen in den beiden Zellschläuchen finden sich auch noch vereinzelte Tropfen in dem anliegenden Bindegewebe und an den Wandungen der Tubuli; aber von präformirten Kanälen ist auch hier nichts zu sehen. Mir scheinen vielmehr, wie schon oben erwähnt, die einzel liegenden Tropfen verschleppt zu sein und zwar mit dem Messer aus ihrem Verbande mit den anderen Körnern gelöst; da, wie es auch aus Figur 5 ersichtlich ist, wenn mehrere Kugeln im Bindegewebe beisammen liegen, sie deutlich abgekapselt sind. In Figur 5 ist die Membrana propria des Hodens mitgetroffen und in ihr liegen ähnliche Zellen, wie die der Zwischensubstanz, in spindelförmiger Anordnung, von Fett angefüllt und von einer Kapsel umgeben. Soll nun also das Fett nach der Annahme Plato's ein Nährmaterial für die reifenden Samenfäden darstellen, so müsste es doch nothwendiger Weise erst diese Schläuche der Zwischensubstanz durchbrechen und Plato müsste dann auch für diese Umhüllungsmembranen Kanälchen annehmen, deren Anwesenheit er aber erst darthun müsste. Ausserdem ist nun aber sehr oft da, wo die Samenkanälchen sehr dicht gedrängt beieinander liegen, die Zwischensubstanz nur sehr spärlich entwickelt und mit sehr wenig oder gar keinen Körnchen versehen, oft sogar fehlt sie vollständig und an ihrer Stelle liegen in den kleinen

Zwischenräumen nur Bindegewebsfasern oder Gefässe, und trotzdem befinden sich im Innern der Tubuli eine Unmasse von reifen Spermatosomen. Von der Zwischensubstanz aus können diese also doch ihr Nährmaterial nicht erhalten, da ja gar keine vorhanden ist; also wiederum ein Grund mehr, dass die Spermatogenese zu ihrem Fortschreiten nicht der Zwischensubstanzzellen bedarf.

Wie schon oben erwähnt, hatte sich Plato die Frage vorgelegt, ob durch die in der Wand der Hodenschläuche präformirten Kanälchen eine Strömung von Fetttropfen stattfände, und er hat diese Frage auf Grund seiner Beobachtungen, dass sich das Fett bald vor, bald ganz, bald theilweise in den Kanälchen vorfand, bejaht. Als ein Vergleichsobject zog er den Mäusehoden heran, und bei Herstellung der Präparate verfuhr er ebenso, wie beim Katerhoden. Hier sind die Verhältnisse ganz andere, da die Zwischensubstanz spärlicher entwickelt ist, und sich viel weniger Fett in ihr befindet. Gleichsam als Ausgleich hierfür besitzt aber der Mäusehoden am äusseren Rande der Tubuli einen schmalen Saum von Fettkörnchen, die dann bei Beginn der Spermatogenese sich in den Fussplatten der Sertoli'schen Zellen ansammeln und dort confluiren. Diese grösseren Tropfen geben dann feinstvertheilte Körnchen von Fett an das Protoplasma der Sertoli'schen Zellen und der Spermatiden ab, und diese wandern nun mit den reifenden Spermatosomen nach dem Centrum der Tubuli, wo sie sich wieder zwischen den Köpfen der reifen Samenfäden ansammeln.

Dieselbe Beobachtung von Anhäufung der Fettkörnchen in dem Protoplasma der Spermatiden und Wandern derselben in den Protoplasmalappen und bis zum Centrum der Tubuli, machte Plato nun auch an seinen Präparaten des Katerhodens. Gegen diese Fettkörnchenströmung im Innern des Tubulus von der Peripherie nach dem Centrum ist, glaube ich, nichts einzuwenden, da die Fettkörnchen ja in den allmählich vorrückenden Protoplasmalappen der Spermatiden liegen und so sich nicht activ fortbewegen, sondern passiv fortbewegt werden.

Durch welche lebendigen Kräfte aber werden nun die Fettkörner aus den Zellen der Zwischensubstanz durch die Wand des Tubulus mit Benutzung der Kanälchen in das Innere desselben transportirt? Eine solche lebendige Kraft muss aber

doch angenommen werden, wenn man überhaupt von einer Fettkörnchenströmung reden will. Hierüber aber giebt die Arbeit Plato's keinen Aufschluss.

Auch sein Beweis, den er an der Hand der Entwicklungsgeschichte des Katerhodens für die Richtung der Strömung aus der Zwischensubstanz nach dem Innern der Tubuli hin zu führen sucht, ist meiner Ansicht nach nicht ganz einwandsfrei, und ich möchte dieses wiederum an einer Zeichnung näher erläutern.

In Fig. 6 sieht man eine Partie aus dem Hoden eines Katerembryo. Dort sind die Tubuli noch verhältnissmässig klein, die Zwischensubstanz dagegen sehr reichlich entwickelt, auch finden sich in ihr schon eine ziemliche Menge von Körnchen, die durch Osmiumsäure geschwärzt und durch Alkohol extrahirt werden, deren Hauptmasse aber nicht in den mittleren Partien des Hodens, sondern mehr in den, der Albuginea anliegenden Theilen gelagert ist, in welchen sich auch die bei weitem grösste Anzahl von Blutgefässen findet. Die Schläuche der Zwischensubstanz sind meist von ovaler Gestalt und in Form von schlangenförmigen Zügen in das, hier noch reichlich vorhandene Bindegewebe eingebettet.

Plato behauptet nun, dass mit dem Wachsthum des Hodens die interstitiellen Zellen sich immer enger an die Wand der Tubuli anlegen und dadurch also für eine Strömung aus der Zwischensubstanz nach dem Centrum der Tubuli hin sprechen. Ich glaube aber, dass sich dieses gerade umgekehrt verhält, dass nämlich die Tubuli, die doch die wichtigsten Gebilde des Hodens darstellen, im Laufe ihrer Entwicklung immer grösser werden und sich nach ihren verschiedenen Durchmessern hin immer mehr ausdehnen und zwischen die interstitiellen Zellenzüge sich eindrängen, sodass wir dieselben dann später eingekeilt zwischen den sich berührenden Tubuli vorfinden.

Man kann sich, glaube ich, hiervon sehr leicht überzeugen, wenn man die beiden Abbildungen, Figur 5 und 6, miteinander vergleicht, die bei derselben Vergrösserung angefertigt sind.

Während in 6 die Tubuli noch durch eine ziemlich starke Schicht von interstitiellen Zellen und Bindegewebe von der Albuginea des Hodens getrennt sind, sehen wir in Figur 5 die bedeutend vergrösserten Tubuli zunächst ganz dicht aneinander-

liegen und auch die Albuginea berühren, während die Zwischensubstanz in den Räumen, welche von den Samenkanälchen freigelassen wurden, eingezwängt daliegt.

Auf diese Weise lässt sich ja auch leicht die Angabe anderer Autoren erklären, die da die Zwischenzellen bei jugendlichen Thieren in viel reichlicherem Maasse vorfanden als bei erwachsenen. Die Zwischensubstanzzellen haben aber nicht an Menge abgenommen, sie sind dieselben geblieben und sind nur von den wachsenden Tubuli geradezu durchwuchert worden. Bei pathologischen Veränderungen im Hoden allerdings, wobei die Hodenkanälchen verkümmern, kann es auch zu einer starken Vermehrung der interstitiellen Substanz kommen, sodass dieselbe die Tubuli nur noch undeutlich hervortreten lässt und fast der ganze Hoden nur aus Zwischensubstanz besteht, wie ja auch schon Jacobson in seiner oben erwähnten Arbeit nachgewiesen hat.

Nach diesen Beobachtungen kann man, glaube ich, mit demselben Rechte wie Plato die umgekehrte Behauptung aufstellen, dass nämlich, falls überhaupt von einer Fettkörnchenströmung die Rede sein sollte, der Entwicklung des Hodens gemäss, dieselbe jedenfalls nicht aus der Zwischensubstanz nach dem Centrum der Tubuli gerichtet sein kann, da ja die Tubuli vor allen Dingen wachsen und sich ausbreiten und die Zwischensubstanz verdrängen.

Eine Strömung aber von dem Centrum der Samenkanälchen nach der Zwischensubstanz anzunehmen, ist wohl nicht gut denkbar, da diese ja gar keine physiologische Bedeutung haben dürfte.

Nachdem ich nun somit meine Ansicht über die Angaben Plato's geäussert habe, sei es mir gestattet, der Vollständigkeit halber noch eine Arbeit desselben Autors hier anzuführen, die erst nach Vollendung dieser meiner Abhandlung erschienen ist. Dieselbe findet sich in dem im November 1897 veröffentlichten 50. Band des Archiv für mikrosk. Anatomie und ist betitelt: „Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane". Der Zweck dieser seiner Arbeit ist, auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte des Katerhodens festzustellen, ob die Zwischensubstanzzellen von fixen Bindegewebszellen abstammen oder epithelialen Ursprungs sind.

Im siebenwöchentlichen Katerembryo findet er gar kein Fett, dagegen die Zwischensubstanz mächtig entwickelt, und neben

typischen interstitiellen Zellen reichliche fixe Bindegewebszellen und zwischen diesen und jenen alle Uebergangsformen. In der Nähe der grossen Gefässe, die meist der Albuginea des Hodens benachbart sind, ist die grösste Ansammlung der Zwischensubstanzzellen; doch glaubt er, dass diese mehr dem Laufe der Capillaren als dem der grossen Gefässe folgen. In den eigentlichen typischen Zwischenzellen fand Plato nur einmal Mitosen.

Im Hoden des fast ausgetragenen Katers ist die subalbugineale Lage der Zellen erheblich breiter geworden, was Plato auf das Grössenwachsthum der einzelnen Elemente und auch darauf zurückführt, dass nach seiner Meinung der Bildungsprocess der typischen interstitiellen Zellen aus fixen Bindegewebszellen von den Gefässen aus nach den Tubuli vorgeschritten ist. Die Wandung der Tubuli besteht meist nur aus der structurlosen Membrana propria und aus einer einfachen Lage von Spindelzellen, an die sich unmittelbar die interstitiellen Zellen anschliessen. In dem Protoplasma letzterer lassen sich schon deutlich grössere Fetttropfen erkennen.

Beim neugeborenen Kater ist die breite subalbugineale Lage der Zwischenzellen verschwunden und die Tubuli gehen fast bis an die Albuginea heran. Dieses erklärt Plato durch die Annahme eines starken Wachsthums der Tubuli und einer hierdurch erfolgten Zersprengung der Zwischensubstanz. Das Fett ist aus vielen Zellen wieder verschwunden und an seiner Stelle Lücken im Protoplasma, woraus geschlossen wird, dass dasselbe im wachsenden Hoden als Reservestoff zur Erhaltung des Organs und seines Wachsthums dient. Nach diesen nur kurz angeführten Erörterungen geht Plato auf die fettartigen Substanzen des Hodens über. Er bespricht zunächst den Hoden des Hengstes, in dem sich eine „deutliche intratubuläre Fettrandzone“ wie bei der Maus findet. Die Zwischensubstanz enthält in ihrem Protoplasma eine reichliche Menge eines dunkel gelbbraunen Pigments, das unter Einwirkung der Osmiumsäure eine dunklere Färbung annehmen kann, eine Wahrnehmung, die ihm die Vermuthung Hofmeister's zu bestätigen scheint, dass nämlich zwischen Fett und Pigment genetische Beziehungen bestehen. Aus der Zwischensubstanz ziehen sich oft feine Streifen und Züge von Pigmentkörnchen durch die Wandung der Tubuli bis zu der Fettrandzone hin und tragen so zur Bildung der Fettrandzone bei.

„Während also", so sagt er dann, „im Katerhoden die fetthaltigen interstitiellen Zellen eine Fettrandzone ersetzen und überflüssig machen, finden wir in dieser Gruppe das Princip, dass bei deutlicher Fettrandzone die stark entwickelte Zwischensubstanz die Bildungsstoffe des Randzonenfetts enthält und damit indirect zur Ernährung der reifenden Spermatozoen beiträgt."

Er betrachtet also die interstitiellen Zellen in ihrer Gesammtheit als ein in den Hoden eingefügtes typisches Hülfsorgan und macht den Vorschlag, die Zellen als „trophische Hülfszellen" zu bezeichnen und definirt diese Bezeichnung, indem er sagt: „Eine trophische Hülfszelle ist eine in einem intertubulären Raume eines functionirenden Hodens gelegene Zelle, die Fett oder Pigment oder beides enthält."

Am Schlusse seiner Arbeit fasst er nochmals seine Befunde in folgenden Sätzen zusammen:

I. Die interstitiellen Zellen des Hodens sind bindegewebiger Natur.

II. Nur diejenigen intertubulären Zellen des functionirenden Hodens darf man als interstitielle Zellen bezeichnen, die Fett oder Pigment oder beides enthalten.

III. Das Pigment des Hodens kann sich zu Fett umwandeln.

IV. Jeder functionirende Säugethierhoden enthält sowohl intertubuläres als auch intratubuläres Fett oder Pigment.

V. In der Entwicklung des Hodens tritt das Fett oder Pigment zuerst als intertubuläres auf.

VI. Fettreichthum der interstitiellen Zellen und Fettreichthum der Tubuli stehen in umgekehrtem Verhältniss zu einander.

VII. Im functionirenden Hoden findet ein Uebergang der specifischen Einschlüsse der interstitiellen Zellen in das Innere der Tubuli in gelöstem oder festem Zustande statt.

VIII. Die interstitiellen Zellen des Hodens stellen in ihrer Gesammtheit ein trophisches Hülfsorgan dar.

Vor mir hat nun auch schon v. Lenhossék in einer vorläufigen Mittheilung aus dem anatomischen Institut zu Tübingen das Vorhandensein der von Plato in seiner ersten Arbeit angeführten „Kanälchen" angezweifelt, da es auch ihm nicht gelungen ist, dieselben in seinen Präparaten aufzufinden. Er sagt, die Membrana propria der Tubuli sei eine zusammenhängende Membran, und die Einwanderung der Nährstoffe in das Innere

der Tubuli erfolge auf dem Wege der Filtration und Diffusion. Plato hält ihm nun entgegen, dass er wahrscheinlich nur gefärbte Präparate untersucht habe, und in gefärbten Präparaten seien seine Kanälchen nicht zu sehen, da sie vom Farbstoff verdeckt würden.

Abgesehen davon nun, dass Plato in seiner Arbeit nicht darauf hingewiesen hat, dass er nur ungefärbte Präparate untersucht habe, so sehe ich auch gar keinen Grund, weshalb in gefärbten Schnitten die Kanälchen nicht zu sehen sein sollten. Die Kanälchen sind doch nach seinen Angaben und Zeichnungen von der Grösse eines Körnchens der interstitiellen Zellen, dazu auch präformirt, und stellen also doch auf dem Schnitte einen Substanzverlust, eine Lücke in der Wand der Tubuli dar. Wo keine Substanz ist, kann doch wohl auch von keiner Färbung die Rede sein und das Kanälchen auch nicht von ihr verdeckt werden.

Auch angenommen, es wäre von einem Kanälchen noch die untere Wand zum Beispiel erhalten, so dass kein eigentlicher Defect zu sehen ist, so müsste man doch aus dem Farbenunterschiede auf das Vorhandensein eines Kanälchens aufmerksam gemacht werden.

Dieser Einwurf Plato's bedarf wohl nicht weiterer Erörterungen.

Was die Arbeit v. Bardeleben's anbetrifft, die ich oben schon erwähnte, und in welcher er behauptet, dass die Zwischensubstanzzellen durch die in den Wandungen der Tubuli befindlichen, nach Durchtränkung mit Lymphe entstandenen Lücken, in das Innere des Samenkanälchens einwandern und dort zu Sertoli'schen Zellen werden, so muss ich sagen, dass ich diese Vorgänge bei Untersuchung meiner Präparate niemals gefunden habe. Von Uebersehen kann wohl bei der Grösse der in Frage kommenden durchwandernden Zellen kaum die Rede sein. Ich glaube auch hier wie bei Plato annehmen zu dürfen, dass v. Bardeleben den Fehler begangen hat, nicht ausnahmslos genau auf dem Querschnitte getroffene Kanälchen zu untersuchen. Aus seinen Zeichnungen geht dieses deutlich hervor. Dort zeichnet er z. B. ein Samenkanälchen gerade an einer Umbiegungsstelle desselben, und in der Wandung befinden sich drei Zwischensubstanzzellen, deren Contouren aber, wie v. Barde-

leben selbst angiebt, nur undeutlich zu sehen sind. Diese Undeutlichkeit der Contouren rührt eben davon her, dass die Zellen unter der schräg getroffenen Membrana propria des Tubulus liegen und so auch ein Vorhandensein in der Wandung nur vortäuschen.

Zum Schlusse möchte ich nun noch einmal in Kürze die Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfassen.

Auch ich bin, wie Plato und andere Autoren, der Meinung, dass die Zwischensubstanz ein constanter Bestandtheil des functionirenden Katerhodens ist, dass sie aber nicht in völlig gleichmässiger Weise zwischen die Drüsentubuli eingebettet liegt und vor allem, was die Menge ihres Körnchengehaltes angeht, bedeutenden Schwankungen unterliegt. Aus diesem Grunde, dass also manche Stellen der Zwischensubstanz im functionirenden Hoden frei von Körnchen sind, die Zwischensubstanz selbst an manchen Stellen gar nicht oder nur spärlich vorhanden ist, und sich dennoch im Innern der Tubuli reifende Spermatozoen in grosser Menge befinden, möchte ich die absolute Nothwendigkeit des Fettes der Zwischenzellen für das Zustandekommen der Spermatogenese bezweifeln. Was die präformirten Kanälchen in der Wandung der Tubuli angeht, so ist es mir nicht gelungen, solche nachzuweisen, und bin ich daher noch nicht von dem Vorhandensein derselben und einem Durchtreten von Fett durch dieselben überzeugt, besonders da sich fand, dass die interstitiellen Zellen nicht direct der Membrana propria der Tubuli anliegen, sondern ein jeder Zellencomplex von einer eigenen, kernhaltigen Membran umgeben ist, die das freie Austreten der Fetttropfen nicht ohne weiteres zulassen kann. Der Annahme einer Fettkörnchenströmung kann ich nicht beistimmen, da es bis jetzt noch nicht nachgewiesen ist, durch welche lebendige Kraft diese Strömung hervorgerufen sein könnte, und da die der Entwicklungsgeschichte entnommenen Beweise Plato's, die für eine aus der Zwischensubstanz nach dem Centrum der Tubuli hin gerichteten Strömung sprechen sollen, mir auch nicht stichhaltig zu sein scheinen.

Ich bin vielmehr der Meinung, dass, falls überhaupt von einer Fettaufnahme von Seiten der Sertoli'schen Zellen die Rede sein kann, diese nur auf ähnliche Weise zu erklären wäre, wie die Fettresorption im Darmkanale. Dann müsste man

auch hier annehmen, dass feinste Protoplasmafädchen, Pseudopodien, aus dem Cuticularsaum der Sertoli'schen Zellen durch die Kanälchen der Wandung der Tubuli hindurchgestreckt würden, die das Fettkörnchen ergriffen und dieses in die Zelle hineinzögen. Dieses wäre, glaube ich, bis jetzt die einzig mögliche Erklärung für eine corpusculäre Aufnahme von Seiten der Zelle.

Auch an dieser Stelle möchte ich die Gelegenheit benutzen, Herrn Geheimrath Professor Freiherr v. la Valette St. George für die gütige Ueberlassung eines Laboratoriumplatzes, sowie Herrn Professor M. Nussbaum sowohl für die Anregung zu dieser Arbeit, als auch für die freundliche Unterstützung bei Anfertigung der Präparate und Zeichnungen, meinen allerherzlichsten Dank auszusprechen.

Literatur-Verzeichniss.

1. v. Leydig, Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugethiere. (Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 2. Leipzig 1850.)
2. Kölliker, (Mikrosk. Anat. oder Gewebelehre des Menschen. Bd. 2, zweite Hälfte. Leipzig 1854).
3. Henle, (Handbuch der systematischen Anatomie. 2. Aufl., Bd. 2, Braunschweig).
4. Ludwig und Tomsa, Die Lymphwege des Hodens. (Sitzber. der math.-naturw. Classe der k. Acad. der Wiss. Bd. 46, Wien 1862.)
5. Boll, Beiträge zur mikrosk. Anat. der acinösen Drüsen. 1869.
6. Waldeyer. (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 11. 1870.)
7. Derselbe, Die Entwicklung der Carcinome. (Virch. Arch. Bd. 55.)
8. Hofmeister, Untersuchungen über die Zwischensubstanz im Hoden der Säugethiere. (Sitzber. der math.-naturw. Classe d. k. Akad. d. Wiss. Bd. 65. Abth. III. Wien 1872.)
9. Mihalkovics, Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens. (Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig 1874.)
10. Harvey, Ueber die Zwischensubstanz des Hodens. (Centralbl. für die med. Wiss. Nr. 30. 1875.
11. Jacobson, Zur pathol. Histologie der traumat. Hodenentzündung. (Virchow's Archiv, Bd. 75).
12. Messing, Anatomische Untersuchungen über die Testikel der Säugethiere. (Dorpat 1877.)

13. M. Nussbaum, Von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. 18. 1880, pag. 85.)
14. Hansemann, Ueber die sogen. Zwischenzellen des Hodens und deren Bedeutung bei path. Veränderungen. (Arch. für path. Anat. und Physiol. v. Virchow. Bd. 142. 1895.)
15. Plato, Die interstitiellen Zellen des Hodens und ihre physiolog. Bedeutung. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.)
16. Derselbe, Zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Geschlechtsorgane. (Archiv f. mikr. Anat. Bd. 50. 1897.)
17. v. Lenhossék, Ueber Spermatogenese bei Säugethieren. (Mittheil. aus dem anatom. Institut zu Tübingen 1897.)
18. v. Bardeleben, Beiträge zur Histologie des Hodens und zur Spermatogenese beim Menschen. (Archiv für Anatomie und Physiologie 1897. Supplementband.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit Hülfe des Abbé'schen Zeichenapparats in der Höhe des Objecttisches von ungefähr 5 μ dicken Serienschnitten entworfen. Die Präparate 1—5 stammen aus Hoden von ausgewachsenen Katern, während Präparat 6 dem Hoden eines ungefähr ausgetragenen Katerembryos entnommen ist.

Fig. 1. (gez. mit Zeiss F. Oc. 2, ausgez. Tubus) Alkoholpräparat. Rechts die Wandungen zweier angedeuteter Tubuli mit eingelagerten Kernen. Links davon Gruppen von Zwischensubstanzzellen, die von einer deutlichen, kernhaltigen Membran umhüllt werden.

Fig. 2. (gez. mit Zeiss F, Oc. 2, ausgez. Tubus) Osmiumpräparat. Membrana propria der Hodenkanälchen angedeutet. Kerne nicht erkennbar. Die interstitiellen Zellen mit einigen Fettkörnchen versehen, sind umgeben von ihrer Membran, deren Kerne ebenfalls nicht zu erkennen sind. In dem Winkel rechts ein Blutgefäss unabhängig von den Zwischensubstanzzellen.

Fig. 3. (gez. mit Zeiss F, Oc. 2, ausgez. Tubus) Osmiumpräparat. In dem oberen Tubulus einige Samenzellen. Zwischensubstanz frei von Körnchen und unabhängig von dem daneben liegenden Gefäss. In den Zellen das Netzwerk, in dem sonst die Körnchen eingebettet liegen, deutlich erkennbar.

Fig. 4. (gez. mit Zeiss F, Oc. 2, ausgez. Tubus) Osmiumpräparat. Rechts und unten ein Tubulus mit seinen Zellen. In dem Winkel zwei Complexe von interstitiellen sehr körnchenreichen Zellen in ihren Schläuchen. Oben und unten ein Gefäss. Ausserdem im Bindegewebe verstreut liegende geschwärzte Körnchen.

Fig. 5. (gez. mit Zeiss CC, Oc. 3. ausgez. Tubus) Osmiumpräparat. Zwei der Membrana propria des Hodens anliegende Tubuli. In den Räumen zwischen ihnen interstitielle Zellen. In der Membrana propria des Hodens in Kapseln eingeschlossene spindelförmig angeordnete Zwischensubstanzzellen mit eingelagerten Körnchen.

Fig. 6. (gez. mit Zeiss CC, Oc. 3 ausgez. Tubus) Osmiumpräparat. Keilförmiger Ausschnitt aus einem embryonalen Katerhoden. Oben zwei Tubuli, von einander getrennt durch Bindegewebe und interstitielle Zellen. Unten die Membrana propria des Hodens und zwischen ihr und den Tubuli eine breite Schicht von körnchenhaltigen, in ihren Schläuchen liegenden Zwischensubstanzzellen.

(Aus dem Dr. Senckenbergischen pathologisch-anatomischen Institut zu Frankfurt a. M.)

Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (Cyprinus auratus),

Von

Dr. med. **Karl Krause.**

Hausarzt an der Grossh. S Landes-Irren-Heilanstalt und psychiatr. Klinik zu Jena.

Hierzu Tafel XXVII.

Unsere Kenntnisse über die Anatomie des Gehirnes der Fische sind noch recht lückenhafte, und gar manche Fragen harren auf diesem Gebiete noch ihrer Lösung, obschon die bezügliche Literatur eine recht reichhaltige ist. So herrscht z. B. zur Zeit noch keine Klarheit über die Endigungen des bei den Fischen sehr ausgebildeten Nervus opticus im Gehirn.

Der Sehnerv der Fische kreuzt in dem kräftigen Chiasma, und die beiden Tractus überziehen als zwei mächtige weisse Züge schräg dorso-caudalwärts aufsteigend den Thalamus, gelangen in das Mittelhirndach (vergl. Fig. 1 links) und verschwinden

in dessen weissem Ueberzug. Darüber aber, ob diese aus dem Mittelhirndach stammenden Opticus-Wurzeln die einzigen sind, in welchen Schichten dieses Daches der Tractus opticus sich verbreitet, ob ihn in seinen Verzweigungen etwa Fasern anderer Herkunft begleiten, und endlich, ob von dem Mittelhirndach Opticusfasern in andere Theile des Mittelhirns gelangen, darüber besteht noch keine Uebereinstimmung unter den Autoren.

Schon seit mehr als hundert Jahren kennt man die Endigungen der Sehnerven in den beiden grossen Höckern, welche man früher als Lobi optici bezeichnete, und welche, wie die neueren Untersuchungen gezeigt haben, morphologisch und entwicklungsgeschichtlich dem Mittelhirndach der anderen Vertebraten entsprechen. Es sind aber wesentlich die Arbeiten von Stieda[1]) und Fritsch[2]), denen wir namentlich eine Beschreibung des Fischgehirns auf Querschnitten verdanken, welche zuerst Genaueres gebracht haben. Stieda hat unter anderem das Verdienst, die Lobi optici zuerst mit aller Sicherheit als Analogon der vorderen Vierhügel der höheren Wirbelthiere angesprochen zu haben, er gab eine eingehende Darstellung des Baues des Daches der Lobi optici, an welchem er 8 Schichten unterschied. Hierin stimmen seine Untersuchungen überein mit den späteren von Fritsch, dessen Studien hier nicht übergangen werden dürfen; denn ihre Facta bestehen noch heute zu Recht, wenn schon die Deutung nicht in allen Punkten aufrecht erhalten werden kann.

Sanders[3]), der offenbar nur an mässigen Carminpräparaten gearbeitet hat, schildert das Mittelhirndach der Fische ebenso wie Stieda und Fritsch, beschreibt aber genauer die Modifikationen seiner Zusammensetzung in verschiedenen Frontalebenen. Er kennt 3 Opticus-Wurzeln, ein kleines Bündelchen aus dem Hypothalamus und einen kräftigen Zug, welcher aus den drei äussersten Zügen des Tectum stammt. Dazu käme

1) Stieda, Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Leipzig 1868. Ueber lie Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.

2) Fritsch, Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

3) Sanders, Contributions to the anatomy of the central nervous system in vertebrate animals. London 1879.

als dritte Wurzel ein Faserzug aus dem Innern des Torus semicircularis, einem im Boden des Mittelhirns zu beiden Seiten sich erhebenden, vom Dach überlagerten Wulste (s. Fig. 3 a).

Mayser[1]), der eine vortreffliche fast erschöpfende Monographie des Gehirnes der Knochenfische gab, behandelt sehr ausführlich den Opticus und seine Verbreitung im Mittelhirn.

Von dem N. opticus, der um den Thalamus herumbiegend sich nach oben und aussen erhebt (vgl. Fig. 1), soll ein schwaches Faserkontingent gegen die Mittellinie abschwenken und sich in die Seitenwand des III. Ventrikels einsenken (vgl. Fig. 7 x), ferner soll ein kleiner Theil der Opticusfasern den Thalamus von innen nach aussen durchbrechen, um sich der hinteren Sehnervenwurzel caudalwärts ansteigend anzuschliessen (vgl. Fig. 7, 2 α). Die Hauptmasse des Nervs aber stösst nach Mayser am unteren vorderen Rande des Tectum an das Corpus geniculatum externum (s. laterale) (s. Fig. 7 links) und wird durch dieses in eine vordere oder obere und hintere oder untere Wurzel abgelenkt, die sich beide im Mittelhirndach verbreiten (s. Fig. 2 links). In beide Wurzeln drängen sich aus dem Corpus geniculatum kommende Fasersysteme ein, die Arme des Tectum, (die Associationsfasern, cingulum, Fritsch). Der vordere Arm des Tectum opticum begleitet mit seiner Ausstrahlung die vordere (obere) Wurzel des Opticus, während der hintere Arm des Tectum seine Fasern der unteren (hinteren) Opticuswurzel beimischt. Wahrscheinlich ist es Mayser, dass ein Theil der vorderen Opticuswurzel mit dem Corpus genicul. externum in Verbindung tritt. Ob Fasern aus dem Opticus in das sog. Stratum zonale des Torus semicircularis übergehen oder ob die dasselbe konstituirenden Faserzüge, welche von der Gegend des Corpus genicul. kommend im Bogen durch die Opticusfasern nach hinten ziehen (s. Fig. 2 β, 3 β, 8 β; der Opticus fehlt hier rechts), selbständig sind, lässt Mayser zweifelhaft.

Am Tectum opticum unterscheidet er 7 Schichten, und zwar von aussen nach innen:

1. Eine Rindenschicht.

---

1) Mayser, Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVI. 1882.

2. Eine Längsfaserschicht aus Opticusfasern.

3. Eine Längsfaserschicht, durch die Arme des Tectum opticum und Fasern des Opticus gebildet.

4. Eine breite Rindenschicht, bestehend aus einer äusseren Lage mit zahlreichen Nervenzellen und -fasern (Endstation des N. opticus) und einer inneren Lage (Endstation des tiefen Marklagers).

5. Eine starke Nervenfaserschicht (das tiefe Marklager), bestehend aus Quer- und Längsfaserzügen. Während die ersteren in keiner Beziehung zum Opticus stehen, glaubt Mayser, dass die Längsfaserzüge zum Theil Verbindungen mit dem Tract. opticus darstellten.

6. Die Körnerschicht.

7. Das Ependym mit dem Epithel.

Mehrere schöne Arbeiten hat Belloncі[1]) den hier in Frage kommenden Verhältnissen gewidmet. Er schildert die Bildung der bekannten oberen und unteren Opticuswurzel und ihre Verbreitungen ähnlich wie Mayser, die sog. Arme des Tectum erwähnt er nicht. In Uebereinstimmung mit dem genannten Autor giebt er an, dass einige Bündel des Opticus existiren, die von der Mitte der Basis des Hypothalamus sich abzweigend die subthalamische Substanz durchsetzend nach hinten, oben und aussen verlaufen und sich mit dem Rest des Tractus opticus vereinigen (vgl. Fig. 7α, 2α). Auch ein in der Randschicht des Thalamus aufsteigendes Opticusbündel kennt er (vgl. Fig. 7x), während Mayser dasselbe aber im Grau des Thalamus sich auflösen lässt, hat Belloncі nachgewiesen, dass dessen Fasern auseinander tretend und dünner werdend an der medianen Seite der vorderen Wurzel aufsteigen und sich auch im Tectum opticum auflösen.

Dass Opticusfasern bereits ihr Ende im Corpus geniculatum

---

1) Belloncі, Richerche intorno all' intima tessitura del cervello dei Teleostei. Memorie della R. Academia dei Lincei. Anno CCLXXVI 1878/79 Roma.

Derselbe, Ueber den Ursprung des N. opticus und den feineren Bau des Tectum opticum der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.

Derselbe, Ueber die centrale Endigung des N. opticus bei den Vertebraten, Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII. 1888.

finden, glaubt Belloncі nicht, wohl aber, dass sie mit den Ganglienzellen desselben Verbindungen eingehen. Was die das Statum zonale des Torus semicircularis bildenden Fasern anbetrifft, so zeigt Belloncі, dass sie vom vorderen unteren Theile des Tectum ihren Ursprung nehmen (vgl. Fig. 2β, 8β), beschreibt ihren Verlauf wie Mayser und stellt in Abrede, dass sie in Beziehung zum Tractus opticus stehen.

Im Gegensatz zu fast allen Beobachtern behauptete er zuerst, dass die Opticusfasern ausschliesslich ihren Ursprung von der äusseren Schicht des Tectum opticum nähmen, und dass keine Fasern, welche aus dem Centrum der Lobi (der Mittelhirnbasis) kämen, an der Bildung der Opticusfasern theilnähmen. Am Tectum selbst unterscheidet Belloncі 14 Schichten. Er giebt an, dass die Fasern des Opticus sich im Tectum in ein feines Netz auflösten, welches direkt mit den langen aufsteigenden Fortsätzen von spindelförmigen Nervenzellen verbunden sei, die sich in der inneren Schicht des Tectum (zwischen Markfasern und Ependym) befänden.

Fusari[1]) und van Gehuchten[2]) folgten Belloncі in ihren Untersuchungen über den feineren Bau des Mittelhirndaches der Knochenfische. Während Belloncі sich aber zur Darstellung der Nervenzellen und -fasern der Osmiumsäure bedient hatte, arbeiteten Fusari und van Gehuchten mit der Golgi-Methode. Beide thuen der von dem erstgenannten Autor gesehenen spindelförmigen Zellen, die zum Opticus in Beziehung stehen sollen, keine Erwähnung. In der That scheint diese Angabe Belloncі's auf einem durch die Unvollkommenheiten seiner Methode herbeigeführten Irrthum zu beruhen. Fusari unterscheidet 6 Schichten am Opticus-Dache, die, wenn man die 2. und 3. Schicht Mayser's zusammenfasst, denen des letztgenannten Autors entsprechen dürften, nur folgt die Bezeichnung Fusari's dem Wege von innen nach aussen. Ich kann auf die Differenzen seiner Resultate mit denen van Gehuchten's

1) Fusari, Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirns der Teleostier. Internat. Monatsschr. f. Anatomie und Physiol. 1887. Bd. IV, Heft 7—8.

2) van Gehuchten, Contribution à l'étude du système nerveux des téléostéens. La Cellule. 1, X, 2e fascicule 1893. Communication préliminaire.

nicht eingehen, nur scheint so viel festzustehen, dass in der 4. Schicht Fusari's (4. Mayser's) eine Anzahl grösserer, den Purkinje'schen Zellen des Kleinhirns ähnlicher Zellen und kleinerer, spindelförmiger bis rundlicher Nervenzellen liegen, deren Axencylinderfortsätze zum Theil direkt in die Fasern des tiefen Marks übergehen, und deren Protoplasmafortsätze sich in den peripheren Schichten bis zur Oberfläche aufzweigen. In dieses Netzwerk gehen die Fasern der äusseren Faserschicht (5. Fusari, 2. und 3. [Opticusfaserschicht] Mayser), sich in feine Aestchen auftheilend ein. Nicht nachgewiesen ist dagegen, weder von Fusari noch von van Gehuchten, ein direkter Uebergang von Axencylinderfortsätzen in die Opticusfaserschicht, weder von Ganglienzellen der 4. Schicht Fusari's (4. Mayser's) noch der 6. Fusari's (1. Mayser's), der periphersten Schicht. In letzterer sind übrigens nur spärliche kleine Ganglienzellen vorhanden. Zu ähnlichen Resultaten wie Fusari und van Gehuchten scheinen übrigens auch S. Ramon y Cajal und P. R. y Cajal bei Amphibien gekommen zu sein.

In den letzten Jahren hat Mirto[1]) die Untersuchungen über das Mittelhirndach der Fische wieder aufgenommen, indem er sich der Weigert'schen und Golgi'schen Färbemethode bediente. Er zählt 14 Schichten von aussen nach innen auf und hat gefunden, dass die grosse Mehrzahl der Opticusfasern (einige wenige sollen bereits im Corpus geniculatum endigen) in einem oberflächlichen und zwei tieferen Bündeln in's Mittelhirndach einträte. Das oberflächliche endige vollständig in der oberflächlichen Schicht des Daches, das obere tiefere stamme aus Zellen, welche in verschiedenen Lagen des Daches zerstreut sind, das untere tiefere soll von Fasern aus Zellen der 11. Schicht und Fasern des Tractus opticus gebildet sein und sich zum Gottsche'schen Stabkranz (alter Name für einen Theil der Faserbündel des tiefen Marks) begeben. Edinger spricht daher die Meinung aus, dass Mirto Faserung des Opticus und Faserung

1) Mirto, Sulla fina anatomia del tetto ottico dei pesci teleostei e sull' origine reale del nervo ottico. Rivista sperimentale di Frenatria e dei Medicina legale. Vol. XXI. Fasc. I. 1895. (Citirt nach Edinger, Jahresber. über die Leistungen auf dem Gebiete der Hirnanatomie in den Jahren 1895/96 (in Schmidt's Jahrb.).)

des tiefen Markes verwechsele. Ein 4. Opticusbündel soll aus dem Thalamus stammen.

Gegen Mirto ist mit Entschiedenheit aufgetreten Fusari[1]). Um über den Ursprung des Opticus Gewissheit zu erhalten, exstirpirte er an Goldfischen ein Auge und behandelte die Gehirne nach der Weigert-Pal'schen Methode. Er fand, dass der Tractus opticus sich zusammensetzte aus einem oralen lateralen degenerirten und einem caudalen medialen Theile, der aus Fasern der Haller'schen Commissur (Decussatio transversa) gebildet war. Beide Theile sollen aber nicht scharf von einander zu trennen sein. Wie Bellonci beschreibt Fusari dann die Theilung des Tractus opticus an dem Corpus geniculatum in eine ventrale laterale und eine mediale dorsale Wurzel, welch' letztere auch einige Bündelchen Commissuralfasern enthalten soll. Einige Opticusfasern fassen nach ihm am Ganglion geniculatum Fuss. Beide Wurzeln verbreiten sich im Mittelhirndache, das (nach der Golgi'schen Methode behandelt) 7 Schichten zeigen soll. Ich verzichte darauf, dieselben aufzuzählen, und will nur hervorheben, dass Fusari in der Opticusfaserschicht, der Schicht, die eben beide Arme des Tractus opticus aufnimmt, alle Fasern degenerirt und nur in der Nähe des Eingangspunktes des medialen Bündels einige Fasern erhalten fand, die er für Commissuralfasern hält.

In der Schicht der tiefen Markfasern jedoch war keine Degeneration vorhanden. Fusari schliesst daher folgerichtig, dass diese Fasern nichts mit dem N. opticus zu thun haben.

Edinger[2]) besprach neuerdings zusammenfassend auf Grund der älteren und eigenen Untersuchungen das Verhalten der markhaltigen Nervenfasern im Mittelhirndach und ihre physiologische Bedeutung. Nach ihm ist die dorsale Faserschicht des Mittelhirndachs gebildet durch die Endigungen des Sehnerven, die ventrale durch ein sensibles Fasersystem, die Fasern des tiefen Markes, welche heruntersteigend die Basis des Mittelhirns umgreifen und durchflechten, um in das verlängerte Mark überzugehen.

1) Fusari, La terminazione centrale del nervo ottico nei teleostei. Riv. de patol. nervosa e mentale I. 8. 1896.

2) Siehe Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere. 5. Aufl. pag. 108.

Die Schichten des Daches, die ich Edinger folgend unterscheide, sind folgende:

1. Periphere Zone.
2. Opticusfaserschicht.
3. Opticuszellschicht.
4. Tiefes Mark - Zellschicht.
5. Tiefes Mark - Faserschicht.
6. Körnerschicht.
7. Ependymschicht

(Vgl. Fig. 3 u. 5 links).

Wenn man die hier kurz zusammengefasste Literatur überblickt, so muss man bekennen, dass manche Meinungsverschiedenheiten unter den Autoren über den Verlauf des Tractus opticus der Fische und seine Endigungen im Gehirne bestehen, und dass eine Aufklärung über die streitigen Punkte wünschenswerth ist. Im Ganzen scheint das Folgende festzustehen:

Vom Chiasma begiebt sich der Tractus opticus (s. Fig. 6 links), beiderseits dorsal- und caudalwärts ziehend, hinauf zum Mittelhirndach (s. Fig. 1). Auf diesem Wege überzieht er seitlich am Thalamus opticus das Corpus geniculatum laterale (s. Fig. 7, 2). In dem Hufeisen, welches die beiden Tractus bilden, verlaufen noch eine ganze Anzahl Querfasern (s. Fig. 1, sowie insbesondere die Fig. 7, 2, 8 von caudaler liegenden Schnitten). Inwieweit diese selbstständige Commissuren darstellen, inwieweit sie etwa abgesprengte, den Thalamus durchquerende Opticusfasern sind, blieb bisher unsicher. Nicht ganz geklärt sind auch die anatomischen Verhältnisse des Mittelhirndachs; namentlich die Bedeutung seiner Schichten. Die Fragen, wie sich jene Commissuren verhalten, wie die Beziehungen des Tractus opticus zum Geniculatum sind, und ob wirklich eine so scharfe Trennung der Schichten des Mittelhirndachs gerechtfertigt ist, konnten vielleicht auf dem Wege des Experiments entschieden werden. Auf Vorschlag von Herrn Prof. Edinger habe ich diese Aufgabe zu lösen versucht.

I. Man musste den Ursprung des N. opticus in der Retina ausschalten (durch Enucleatio bulbi) und untersuchen, welche Bahnen dann hirnwärts degeneriren. Etwaige Opticusfasern, die im Mittelhirn entspringen und zum Auge verlaufen, konnten nur durch Verletzung der

Mittelhirnbahn von ihrem Ursprung getrennt werden. Beide Versuche liessen sich an lebenden Fischen wohl anstellen. Zur Verfolgung der später eintretenden Degeneration eignet sich die Marchi'sche Methode. Sie ist, so viel mir bekannt, bisher noch nicht bei Kaltblütern mit Erfolg angewendet worden, und ich gebe daher nachher die Einzelheiten auch in technischer Beziehung.

II. Musste man ermitteln, ob trotz Durchtrennung des Opticus etwa in der angenommenen Opticusschicht noch Fasern des Daches erhalten blieben und wo diese hinzögen, eine Aufgabe, welche die Weigert'sche Methode der Markscheidenfärbung wohl zu lösen in der Lage ist. Bei der Verfolgung dieser Frage kam es erwünscht, dass mir von Herrn Prof. Edinger freundlichst ein Exemplar der Species Cyprinus auratus zur Verfügung gestellt wurde, dem das eine Auge seit langem fehlte.

III. Schliesslich musste man die Frage aufwerfen, welche Zellen des Daches etwa in Beziehung zu den Opticusfasern stehen. Nachdem Nissl gezeigt hatte, dass Ganglienzellen in wenigen Tagen durch Strukturveränderungen auf die Abtrennung ihrer Axencylinder reagiren, und darauf hingewiesen hatte, dass diese Methode wohl zur Untersuchung von Faserbahnen und Centren geeignet sei, lag der Gedanke nahe, sie auch zur Lösung dieser Frage heranzuziehen.

Experimentelle Untersuchungen am Fischgehirne sind meines Wissens zuerst gemacht worden von Mayser, der Durchschneidungen verschiedener Hirnnerven und Verletzungen einiger Hirntheile vornahm. Die Unvollkommenheit der damaligen Methodik hat aber zu keinen befriedigenden Ergebnissen geführt, was vielleicht der Grund war, dass derartige Untersuchungen lange Zeit ruhten. Dass Fusari die Durchtrennung des N. opticus durch Enucleation des Bulbus wiederholte, wurde bereits oben erwähnt. Ebenso wie er habe ich zu meinen Experimenten nur Goldkarpfen benutzt, einestheils, weil diese Fische leicht erhältlich und leicht zu erhalten sind, anderentheils, weil sie die gegebenen Vergleichsobjekte zu dem schon längst einäugigen Thiere dieser Art, das mir überlassen war, boten. Die Operation der Enucleatio bulbi ertrugen alle leicht, und keiner ging an derselben zu Grunde, dagegen starben verschiedene Fische in Folge der Durchstechung des Mittelhirns, wonach sich ein starker Blut-

erguss in der Schädelhöhle fand, und nur ein in dieser Weise operirtes Thier blieb so lange am Leben, dass es zur Untersuchung geeignet war.

Einschalten will ich hier, dass ich, ehe ich an die Versuche heranging, die in Betracht kommenden normalen Verhältnisse an Schnittserien von Goldkarpfen-(Cyprinus auratus-)Gehirnen (in frontaler und sagittaler Richtung) studirte. Ausserdem unterstützte mich Herr Prof. Edinger in liebenswürdiger Weise durch Ueberlassung von Zeichnungen von Schnitten durch Gehirne von Rhodeus amarus und Zoarces viviparus. Von den Gehirnen der Versuchsthiere habe ich nur Frontalschnitt-Serien angefertigt.

Im folgenden werden nun beschrieben:

I. Die Ergebnisse der Marchi'schen Methode an enucleirten Fischen.

II. Die Ergebnisse der Weigert'schen Markscheidenfärbungsmethode an enucleirten Fischen.

III. Die Untersuchung des Gehirns des längst einäugigen Fisches.

IV. Die Untersuchung des Gehirns eines Fisches nach Verletzung des Mittelhirnes.

V. Die Ergebnisse der Nissl'schen Ganglienzellenfärbungsmethode an enucleirten Fischen.

I. Es wurde 5 Fischen ein Auge enucleirt und die Thiere in verschiedenen Zeiträumen nach der Operation getödtet. Behandlung des Gehirnes nach Marchi.

a) Nach 20 Tagen erschienen der centrale Stumpf des N. opticus und zugehörige Tractus zwar verändert, ihre Fasern waren dunkler und hatten undeutliche Contouren, doch war keine Degeneration in Form schwarzer Punkte vorhanden.

b) Nach 26 und 28 Tagen war die Degeneration voll ausgebildet. Der total degenerirte N. opticus kreuzt vollständig mit dem der andern Seite im Chiasma. Die Degeneration setzt sich fort im Tractus auf seinem Wege um die Basis des Hypothalamus herum, auf seiner weiteren Bahn an der Seite des Thalamus und am Corpus geniculatum, in die beiden Wurzeln des Tractus und in deren Ausbreitung im Dache

des Mittelhirns (s. Fig. 1). Deutlich sieht man, wie in dem Mittelhirndach die degenerirten Fasern die äussere der beiden Markfaserschichten desselben bilden, von der Peripherie getrennt durch eine schmale faserfreie Zone. Die degenerirten Fasern liegen hier in zwei parallelen Zügen geordnet, welche die Opticuszellschicht zwischen sich fassen. Der äussere der beiden Züge ist der stärkere. Auch in der Opticuszellschicht ist Degeneration von Fasern zu erkennen. Uebrigens scheinen von den degenerirten Opticusfasern, welche das Ganglion geniculi lat. umspinnen, eine Anzahl sich in demselben zu verlieren, so dass deren Endigung in dem genannten Ganglion als nicht unwahrscheinlich gelten muss. Es ist dies eine Frage, welche weder Belloncì noch Mayser bestimmt zu beantworten in der Lage waren. Durchaus intakt ist die Decussatio transversa, welcher der Tractus opticus während seines Verlaufs am Hypothalamus aufliegt, ebenso sind es die andern im Hypothalamus liegenden und ihn durchquerenden Fasersysteme.

Nicht leicht fiel mir diese Entscheidung bei einigen Bündelchen markhaltiger Fasern, welche sich im hintersten Winkel des Chiasma von dem Tractus opticus zu trennen scheinen und in spitzerem Winkel als die Tractus jederseits vom centralen Höhlengrau den Tractus strio-thalamicus überquerend den Thalamus nach aussen durchbrechen. Diese in Edinger's „Nervöse Centralorgane etc." Fig. 70 gut sichtbaren Fasern (s. auch Fig. 1 α) werden von Belloncì und Mayser, wie erwähnt, dem Opticus zugerechnet. Sie sollen sich lateral und dorsal wieder mit dem Hauptzug vereinigen. Nun fanden sich bei Anwendung der Marchischen Methode in einigen dieser Fasern bisweilen schwarze Pünktchen, andererseits färbten sie sich an den Weigertpräparaten, von denen später die Rede sein wird, blau (Fig. 7 α, Fig. 2 α). Eine ausgesprochene Degeneration konnte jedenfalls nicht nachgewiesen werden, und es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass ihre schwarze Punktirung auf Verhältnissen beruht, welche leicht Fehlerquellen bei der Marchi'schen Methode hervorrufen, sei es nun, dass Zerrungen bei der Operation entstanden waren, sei es, dass vielleicht gerade da Lymphbahnen liegen, welche Zerfallsprodukte mit sich forttragen.

Ein Bündel des Tractus opticus giebt es nun, welches sich ersichtlich von der Degeneration verschont zeigt. Im Nerv ist dasselbe unter der Masse der schwarzen Pünktchen nicht nachzuweisen, in caudaleren Ebenen des Chiasmas erscheint aber dies nicht degenerirte schmale Bündel, und zwar bildet es den dem Hypothalamus dicht anliegenden Theil

des Tractus opticus. Während der letztere am Thalamusrande aufsteigt, liegt es zwischen diesem Rande und den degenerirten Opticusfasern (Fig. 1 *Tect. Opt.*) und steigt schliesslich in der peripheren Substanz des Thalamus in die Höhe sich auflockernd. Das letztere Verhalten erschwert seine Verfolgung an Marchi-Präparaten, doch kann ich mich nicht dem Eindrucke entziehen, dass diese nicht degenerirten Fasern den Epithalamus lateral von der Commissura habenularis verlassend als medialster Theil der Opticuswurzel in's Mittelhirndach einstrahlen. Uebrigens stimmt dies durchaus mit den Angaben von Bellonci, der den Verlauf dieses Bündels in gleicher Weise schildert, während Mayser, wie wir sahen, annimmt, dass dieses mediale Bündel sich im Thalamus verliert. Fusari, der es auch kennt, hält es für der medialen Wurzel des Opticus beigemischte Commissuralfasern (aus der Decussatio transversa). In der That kann dieser Irrthum leicht entstehen, da seine Fasern sehr innig in die hinter und unter ihm liegenden Fasern der Decussatio transversa gebettet sind.

Ob unter den im Mittelhirndach liegenden degenerirten Fasern der Opticusfaserschicht auch eine Anzahl nicht degenerirter Fasern liegen, wie es die Marchi-Präparate sehr wahrscheinlich machen, darüber werden Gewissheit geben die nach der Weigert'schen Methode behandelten Schnitte. Was aber nunmehr feststeht, ist, dass keine Opticusfasern irgendwo anders enden (ausser einigen vielleicht im Ganglion geniculi laterale sich aufsplitternden) als in der nach ihnen benannten Schicht des Mittelhirndachs, womit also Edinger's, Bellonci's und Fusari's Ansichten erhärtet und diejenigen Mayser's (Thalamus, Torus semicircularis? tiefes Marklager) und Mirto's (tiefe Markschicht) widerlegt sind.

c. 34 Tage nach der Operation sind die Zerfallsprodukte offenbar z. Th. schon resorbirt. Der degenerirte Opticus ist stark verschmälert, im Mittelhirndach liegen weniger schwarze Körnchen, und die Ausbreitung der Opticusfasern lässt sich daher weniger gut verfolgen.

d. Nach 47 Tagen hat die Degeneration ihren Höhepunkt längst überschritten. Vom N. und Tract. opticus ist fast nur noch die bindegewebige Hülle erhalten, innerhalb deren einige

wenige schwarze Pünktchen liegen. In dem verschmälerten Mittelhirndach finden sich gar keine solche mehr. Es wurde daher ein Theil der Schnitte zur Markscheidenfärbung benutzt.

II. Die Weigert'sche Markscheidenfärbung gelang nach vorangegangener Kupferung leicht.

Es zeigt sich nun in der That, dass der Tractus opticus der gekreuzten Seite mitsammt seinen beiden Wurzeln fast ganz fehlt und das Gangl. geniculi. laterale frei daliegt. Erhalten ist nur ein Bündel, welches sich der Basis des Hypothalamus und weiter caudal dessen Seite anschmiegend und in der Randzone des Thalamus hinaufsteigend am Epithalamus austritt (s. Fig. 2 rechts die als tect. Optic. bezeichneten lateral von der Comm. habenular. liegenden Fasern, links x bezeichnet) und in dem Mittelhirndach und zwar dessen medialstem Theile sich aufzweigt. Es ist zweifellos identisch mit den erhalten gebliebenen gleichverlaufenden Opticusfasern, die wir an Marchi-Präparaten sahen (Fig. 1 *tect. Opt.*).

Im Mittelhirndach ist die Schicht der Opticusfasern enorm an Fasern verarmt, die hier im Allgemeinen nur ein dünnes Netz darstellen, aber in ihrer Lage durchaus dem Typus der Opticusfasern entsprechen (s. Fig. 2 *tect. Opt.*).

Besonders in den caudalsten Partieen des Mittelhirndaches ist der Faserschwund ein äusserst starker, und die innerste der beiden hier liegenden Längsfaserschichten ist so reducirt, dass es starker Vergrösserung bedarf, um in ihr noch Fäserchen zu erkennen (man vergl. die beiden Hälften der Fig. 5, welche den dorsalsten Theil des Mittelhirndachs darstellt, sowie die Fig. 3 und 4, welche die ventralen Enden desselben mit der ventralen Opticus-Wurzel zeigen). Nur in den frontalen Theilen des Daches findet man die beiden dünnen Lagen der Opticusfaserschicht verstärkt, und man sieht denn auch aus dieser Schicht 2 Faserbündel sich sammeln, von denen eines dem Verlauf der medialen Opticuswurzel entspricht und über das Gangl. geniculi. zieht, das andere der Lage der ventralen Wurzel entsprechend sich in den ventralen Theilen des Daches sammelt und sich lateral an das Ganglion geniculi. laterale anlegt (s. Fig. 2 *tect. Opt.*).

Man sieht also, dass das, was die Marchi-Präparate vermuthen liessen, sich hier bestätigt. Trotz der fast totalen Degeneration des Tractus opticus enthält

das Mittelhirndach in der dorsalen (Opticus-) Faserschicht doch noch Fasern. Diese Fasern werden gebildet durch Eintreten des Bündels nicht degenerirter Opticusfasern, welche durch das Grau des Thalamus hindurch ihren Weg nehmen und durch zwei Bündel, ein dorsales und ventrales, welche wir bis zum Corp. genicul. laterale verfolgen konnten, und die ohne Zweifel dem von Mayser sogenannten oberen und unteren Arm des Tectum entsprechen. Ob sie nicht etwa dem Opticus selbst angehören, wird weiter unten abzuhandeln sein.

III. Der längst einäugige Fisch. Weigert'sche Markscheidenfärbung.

Schon makroskopisch zeigte sich das zu dem fehlenden Auge gekreuzte Mittelhirndach verkleinert. Es hat kaum $^2/_3$ der Grösse der gleichseitigen Hälfte. Die Wand ist überall verdünnt, und die Verkürzung liegt wesentlich im fronto-occipitalen Durchmesser. Das Ganglion genicul. lat. ist stark atrophisch. Der Torus longitudinalis, jenes lange Band, welches in sagittaler Richtung beiderseits von der Medialebene die Höhle der Aquäductus begrenzt, ist auf der atrophischen Seite ebenfalls entsprechend reducirt, während derselbe sich bei den operirten Fischen völlig intakt erwies.

Auch die Untersuchung der Faserung dieses Gehirnes ergiebt einen von dem eben erwähnten etwas abweichenden Befund. Vom Opticus erhalten ist ein schmales, ungefähr den 10. Theil der Dicke des andern, normalen Opticus entsprechendes Bündel, das mit dem normalen Opticus im Chiasma total kreuzt und sich an die Basis des Thalamus wie ein normaler Tractus opticus legt (s. Fig. 6). Es schlägt dann denselben Weg ein, den die bei den operirten Fischen beschriebenen von der Degeneration verschonten Opticusfasern nehmen. Es waren dies Fasern, welche durch die Substanz des Thalamus sich an dessen Rande haltend hinaufziehen (s. Fig. 7 *tect. Opt.*, links x bezeichnet) und dann in die am meisten medial liegende Partie des Mittelhirns eintreten (s. in Fig. 8 das medialste Bündel des tect. Opticus. Noch besser lässt sich der Eintritt dieser Fasern in's Mittelhirndach auf der caudaler gelegenen linken, normalen Seite erkennen). Nur ist dieser Opticusantheil bei dem längst einäugigen Fische offenbar viel stärker, als ich nach den ersten Versuchen erwarten konnte. Von dieser Fasermasse scheinen sich, während sie in der Randzone des Thalamus medial von dem erheblich atrophi-

schen Gangl. laterale extern. liegt, eine ganze Anzahl Fasern abzuzweigen, welche weiter caudal als ziemlich starkes Bündel über und in das Tectum hinein genau so ausstrahlen, wie die normale mediale Wurzel mit ihren Verzweigungen (s. Fig. 8). Was von den ventralen Wurzelfasern noch vorhanden ist, ist bei dem längst einäugigen Fische kaum mehr als bei den durch Operation einäugig gemachten.

Entsprechend der grösseren Menge der eintretenden Fasern ist auch die Schicht der Opticusfasern im Mittelhirndach durchaus nicht in dem Maasse reducirt, wie bei den operirten Fischen. Insbesondere kann man selbst bis in die caudalsten Partieen des Mittelhirndaches die äussere der beiden Längsfaserschichten schon bei schwachen Vergrösserungen als dunkelblauen Streifen deutlich erkennen. Während somit von Fasern des N. und Tractus opticus, wie sich auf dem ganzen Verlaufe der Sehbahn von dem Chiasma bis zur Vertheilung im Mittelhirndache zeigte, hier mehr erhalten geblieben ist, als bei den operirten Fischen, ist die zwischen den beiden Längsfaserschichten liegende Opticuszellschicht, die bei den operirten Thieren keine merkliche Abnahme ihrer Breite aufwies, hier deutlich verschmälert, und schon bei der Weigert'schen Färbung erkennt man, dass die Anzahl der Ganglienzellen vermindert ist. Die tiefe Mark-Zellschicht der pathologischen Seite ist ebenfalls, wenn auch in weit geringerem Grade, von Atrophie betroffen, und auch die Fasern des tiefen Marks, insbesondere die von dem atrophischen Torus longitudinalis in die tiefe Mark-Faserschicht ziehenden, sind wohl etwas vermindert. Normal erscheinen somit nur die periphere und die Körnerschicht.

Nach den Untersuchungen von v. Monakow, Forel, Schaffer u. a. dürfen wir annehmen, dass bei so alten Atrophieen, wie sie hier vorliegen, ausser der directen secundären Degeneration auch ein zweiter Process vor sich geht, die secundäre Atrophie. Die Marchi-Versuche haben uns gezeigt, dass der Schwund der Opticusfasern bestimmt als secundäre Degeneration gedeutet werden darf. Man ist nun berechtigt, anzunehmen, dass nach dem Ausfall einer so grossen Fasermenge ein Zusammenrücken der Gewebe eintritt, das wohl schädigend auf die benachbarten Neurone, die nicht direct mit dem Opticus zusammenhängen, einwirken kann. Es ist ja auch die Hypothese aufge-

stellt (von Monakow, Marinesco), dass diese letzteren Neurone (für unseren Fall kämen diejenigen des tiefen Markes in Betracht) zum normalen Fortbestehen des ständigen Einflusses bedürfen, welchen die operativ weggenommenen auf sie ausgeübt hatten. Mir scheint die einfache mechanische Erklärung auszureichen, um den immerhin mässigen Schwund der Theile zu erklären, welche, wie die Marchi-Methode mit Sicherheit gelehrt hat, nicht mit dem Opticus zusammenhängen. Die Atrophie im mittleren Grau, die (nicht ganz sichere) Faserverminderung im tiefen Mark, und die Atrophie des Torus longitudinalis dürften als solche secundäre Atrophie anzusehen sein.

Die Untersuchung mit der Markscheidenfärbung hat also festgestellt, dass im Tractus opticus ein Fasersystem existirt, welches auch nach der Entfernung des Auges erhalten bleibt. Es lassen sich an ihm mehrere Partieen unterscheiden, eine dünnfaserige medialste, eine stärkere mediale und eine ventrale. Es breitet sich im Dache genau so aus, wie der Gesammt-Opticus, macht aber schwerlich mehr als ein Zehntel der gesammten Sehfaserung aus. Die ventrale Wurzel ist offenbar ärmer an solchen Fasern.

Dieses aus dem Tectum stammende („tectale") Opticusfasersystem war besonders gut sichtbar an dem einäugig alt gewordenen Fische (vielleicht in Folge Regeneration einer Anzahl zu Grunde gegangener Fasern). Durch eine Mittelhirnverletzung musste es zur Entartung zu bringen sein. Der Nachweis, dass es sich so verhält, ist geglückt.

IV. Die Operation wurde in der Weise ausgeführt, dass in der Verlängerung einer durch den oberen Augenhöhlenrand gelegten Horizontalen 3 mm hinter dem Auge ein Einstich in die Schädelhöhle senkrecht zur Sagittalebene gemacht wurde. Nach der Operation trat allgemeine Ataxie auf, die sich bei dem einzigen am Leben gebliebenen Fisch allmählich bis auf eine geringe Unsicherheit beim Schwimmen wieder ausglich. Nach 28 Tagen wurde dieses Thier getödtet und das Gehirn nach der Marchischen Methode behandelt. Es zeigte sich, dass das Dach der rechten Hälfte des Mittelhirns durch den Stich durchtrennt und ausserdem das Kleinhirn und der Torus semicircularis derselben Seite verletzt war. Leider war an der Stelle, wo das Mittel-

hirndach verletzt war, keine Degeneration mehr in Form schwarzer Punkte vorhanden. Die Opticusfaserschicht war in dieser Gegend völlig geschwunden, und zwar dorsalwärts bis zum Torus longitudinalis hinauf, während der Schwund ventralwärts nur eine kurze Strecke weit reichte, so dass das ventrale Ende der Faserschicht, das sich zur ventralen Wurzel verdickt, intact erschien. Diese Veränderungen glichen sich frontal- und caudalwärts, wie die Serienschnitte zeigten, allmählich aus. Der Torus longitudinalis war in allen Präparaten von normalem Aussehen.

Das Thier war also, um die centrifugalen Fasern im Mittelhirndach nachzuweisen, zu spät getötet worden. Glücklicherweise konnte man aber frontalwärts sowohl in der medialen, als auch in der ventralen Wurzel einige zusammenliegende, schwarz punktirte Fasern sehen, die sich deutlich bis in's Chiasma verfolgen liessen. Die Annahme ist wohl gerechtfertigt, dass die Ursache der Degeneration die Verletzung des Mittelhirns war, und dass durch dieselbe ein Theil des tectalen Fasersystems zur Entartung gebracht war, während die nicht verletzten tectalen Fasern und die die Hauptmasse des Tractus bildenden ocularen Fasern intact geblieben waren.

Zweierlei möchte ich hier noch nebenher bemerken, was allerdings für die Frage der Opticusendigungen nicht in Betracht kommt, 1. dass sich ausser dem lokalen Schwund der tiefen Markfasern an der Stelle der Verletzung keine weiteren Veränderungen der tiefen Markschicht fanden, 2. dass eines der von Mayser und Bellonci beschriebenen Faserbündel, die das Stratum zonale des Torus semicircularis bilden und die ventrale Opticuswurzel durchbrechen, deutliche Marchi-Degeneration zeigte, von der ich annehmen möchte, dass sie durch die Verletzung des Torus semicircularis zu Stande gekommen war. Da hier gerade die Rede auf diese Faserbündel kommt, trage ich meine Beobachtungen über dieselben bei den enucleirten Fischen und dem einäugig gewesenen nach. Es waren diese Bündel, die, worin ich Bellonci beistimmen kann, bei den Marchi-Präparaten durch ihre auffällig dunkle Farbe, also durch ihren starken Markgehalt deutlich hervortraten, stets völlig intakt. Insbesondere gut verfolgen liessen sie sich an den Weigert-Präparaten von operirten Fischen, bei denen die Opticusfasern geschwunden waren (vgl. Fig. 2 β, 3 β, 8 β). Sie entstehen in der Umgebung des Corpus genicul. extern. ziemlich weit frontal aus der medialen Seite des ventralen Theiles des Tectums, biegen caudalwärts um, verlaufen zwischen Corpus genicul. und ventraler Opticuswurzel und weiter caudalwärts zwischen Torus

semicircularis und ventraler Opticuswurzel und legen sich schliesslich dem Torus semicircularis immer dichter an, so dass sie in der That geradezu dessen laterale Schicht bilden. Es stehen diese Fasern also in keiner Beziehung zum Tractus opticus, und die Vermuthung Mayser's, dass Sehnervenfasern in das Stratum zonale des Torus semicircularis vielleicht übergingen, findet durch diesen Befund in negativem Sinne ihre Erledigung.

Wenn nun durch die bisherigen Versuche festgestellt war, dass die Mehrzahl der Ganglienzellen, aus welchen der Sehnerv der Fische entspringt, in der Retina liegen, und dass nur eine Minderzahl von Sehnervenfasern aus Zellen des Mittelhirndachs stammt, musste jetzt der Versuch gemacht werden, zu ermitteln, aus welchen Zellen des Tectum opticum die letzteren herabziehen.

V. Es wurde 3 Fischen der Bulbus enucleirt und die Thiere je 10, 15 und 28 Tage nach der Operation getödtet. Durch die Nissl'sche Ganglienzellenfärbungsmethode mit Methylenblau wurden in dem Mittelhirndache verschiedene Formen von Ganglienzellen sichtbar gemacht, wie sie Fusari und van Gehuchten mit der Golgi'schen Methode gefunden hatten. Man sieht in der Opticus- und tiefen Mark-Zellschicht zahlreiche grosse pyramidenförmige, spindelförmige und rundliche Ganglienzellen von verschiedener Grösse liegen. Die Körnung des Zellleibes ist nicht so schön und deutlich zu sehen, wie dies beim menschlichen Gehirn bei Anwendung der Nissl'schen Methode der Fall ist. Bei einer Anzahl der rundlichen Zellen findet sich die färbbare Substanz randständig, bei den spindelförmigen in der Gegend der Pole angeordnet. In der peripheren Schicht finden sich nur wenige kleine Ganglienzellen rundlicher Form.

Nun fand sich auf einer Anzahl von Schnitten durch das Mittelhirn von 10 und weniger deutlich von 15 Tage nach der Operation getödteten Fischen in der Opticuszellschicht der gekreuzten Seite eine Zahl rundlicher Zellen, welche kleiner und heller gefärbt waren, als die entsprechenden der andern Seite. Bei starker Vergrösserung erschien die färbbare Substanz vermindert und in Zerfall begriffen. Das sind Veränderungen, welche an Ganglienzellen auftreten, die man von ihrem Axencylinder trennt. Im Ganzen war die Zahl dieser Zellen gering, und es hat auch nichts Auf-

fallendes, nachdem wir erfahren haben, wie klein der tectale Antheil des Sehnerven ist. Die Färbung war übrigens durchaus nicht so leicht und so durchaus gelungen, als dass ich nicht wünschen möchte, dass der Versuch nochmals aufgenommen würde. In der Opticuszellschicht des 28 Tage p. o. getötedten Fisches konnte ich keine Ganglienzellen mehr nachweisen, welche die erwähnte Veränderung erkennen liessen, und auch mit Toluidinblau und Neutralcarmin gefärbte, gut ausgefallene Controlpräparate bestätigten diesen Befund. Anscheinend war es zu einer Regeneration der geschädigten Zellelemente gekommen.

Bei meinen Untersuchungen hat sich also Folgendes ergeben:

I. Der Sehnerv der Fische enthält mehrere Arten von Fasern.

II. Die Hauptmasse (Fibrae oculares N. optici) stammt aus den Zellen der Retina und atrophirt, wenn das Auge weggenommen wird. Sie endet zum kleinen Theil vielleicht im Ganglion geniculatum laterale, zum weitaus grössten Theile sicher als äussere und innere Opticus-Markfaserschicht in dem breiten mittleren Grau des Tectum opticum.

III. Aus Zellen, welche diesem Grau und namentlich seiner dorsalsten Abtheilung, derjenigen, welche zwischen den beiden Opticusfaserschichten liegt, angehören, stammt ein kleinerer Theil des Sehnerven, die Fibrae tectales N. optici. Sie sind als geschlossenes Bündel bis in das Chiasma hinein zu verfolgen.

Eine angenehme Pflicht ist es mir Herrn Geheimrath Professor Dr. Weigert für die freundliche Gewährung der Arbeitsgelegenheit und sein stetes liebenswürdiges Entgegenkommen meinen aufrichtigsten wärmsten Dank auszusprechen. Insbesondere aber ist es mir Bedürfniss, auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. Edinger für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine thätige Unterstützung bei der Ausführung zu danken.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII.

Sämmtliche Figuren stellen Frontalschnitte durch Gehirne von Goldkarpfen (Cyprinus aurat.) dar.

Fig. 1. Schnitt durch Mittelhirndach und Zwischenhirn eines 28 Tage nach Enucleation des Auges getödteten Fisches. Marchi-Färbung.

Fig. 2. Caudaler als der vorige geführte Schnitt durch Mittelhirndach und Zwischenhirn eines 47 Tage nach Enucleation des Auges getödteten Fisches. Markscheidenfärbung nach Weigert.

Fig. 3a. Noch weiter caudal als der vorige liegende Schnitt durch Mittelhirndach, Mittelhirn-Basis und Lobi inf. des Zwischenhirns von demselben Fische. Weigert'sche Markscheidenfärbung. Schwache Vergrösserung. Die grau gezeichneten Theile des Mittelhirndaches werden in starker Vergrösserung wiedergegeben durch die

Fig. 3, 4, 5.

Fig. 6. Schnitt durch Corp. striat., Thalamus und Chiasma eines lange einäugigen Fisches. Weigert'sche Markscheidenfärbung.

Fig. 7. Schnitt durch Mittelhirndach und Zwischenhirn von demselben Fische. Dies. Färbung.

Fig. 8. Schnitt durch Mittelhirndach, Mittelhirn-Basis und Zwischenhirn desselben Fisches. Dies. Färbung.

Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Athemröhren der Janellen.

Von

Prof. **L. Plate** (Berlin).

Hierzu Tafel XXVIII.

Vor Kurzem habe ich[1]) darauf aufmerksam gemacht, dass bei den merkwürdigen neuseeländischen Nacktschnecken, welche in der Familie der Janelliden vereinigt werden, die Lunge voll-

1) L. Plate, Ueber einen neuen Typus der Lungenathmung, die Niere und ein subcutanes Sinnesorgan bei Nacktschnecken aus der Familie der Janellen. S.-B. Ges. naturforschender Freunde Berlin 1897, p. 141—45.

ständig abweicht von dem Athmungsorgan der übrigen Pulmonaten. Während sie bei diesen gebildet wird von einem Gefässnetze, das sich an der Innenfläche des Mantels ausbreitet und von hier aus auch auf den Boden der Mantelhöhle in vielen Fällen übergreift, ist die Mantelhöhle der Janellen ohne Spur von Gefässen, giebt aber nach aussen eine grosse Anzahl langer, blind endigender, baumförmig verästelter, dünnwandiger Röhrchen ab, die in einen die Mantelhöhle umgebenden Blutsinus tauchen und auf diese Weise, analog der Tracheenathmung der Insecten, den Gasaustausch vermitteln. Die Erklärung für dieses auffallende Verhalten finde ich in der ausserordentlichen Kleinheit der Mantelhöhle der Janellen, die z. B. bei einer ausgewachsenen Janella schauinslandi von 44 mm Länge nur 3 mm lang, 2 mm breit und $^1/_2$ mm hoch war, während bei einer Helix pomatia von ebenfalls 44 mm Sohlenlänge die Maasse der Lungenhöhle 31 : 20 : 3 mm betrugen. Es ist nicht zu bezweifeln, dass die Janellen von typischen, beschalten Pulmonaten, vielleicht von den Succineen, abstammen, und dass bei ihnen eine enorme Reduction der Mantelhöhle eingetreten ist, die zur Folge hatte, dass erstens die diesem Organ ursprünglich eingelagerten Organe (Pericard, Niere mit Ureter, Osphradium) aus ihr herausgedrängt wurden und zweitens die Gefässlunge verkümmerte und sich dafür die oben skizzirte „Büschel- oder Tracheallunge" entwickelte.

Die Athemröhren der Janellen sind nun auch histologisch interessant, da ihre Zellen (die „Athemzellen") stark gelappte und verästelte Kerne besitzen und sich, wie es scheint, ausschliesslich amitotisch vermehren. Sie nutzen sich sehr rasch ab, so dass Degenerationsprocesse in den Athemröhren ausserordentlich häufig sind und von phagocytären Erscheinungen begleitet werden. Sie wurden untersucht an 5 Exemplaren von Janella schauinslandi und an einem Thier von Aneitella berghi, zwei neuen Arten, deren ausführliche anatomische und systematische Schilderung demnächst[1]) veröffentlicht werden wird. Beide mögen auch hier gesondert besprochen werden.

I. Janella schauinslandi.

Fig. 1 zeigt den Anfang einer solchen Röhre (*ro*) und orientirt zugleich über die Beschaffenheit des Epithels der Mantel-

1) Zool. Jahrb. (Anat. Abthlg.) 1898.

höhle (*cav. pall.*). Während diese am Dache ein cylindrisches Epithel trägt, welches flimmert und von einzelnen Drüsen durchsetzt wird, nimmt dasselbe an den Seiten plötzlich einen andern Charakter an, der auch dem Boden der Höhle zukommt. Die kubischen oder niedrig-cylindrischen Zellen (bei *a*, *b* und *c*) erhalten eine dicke, homogene oder undeutlich geschichtete Cuticula und verlieren die Cilien. Ihre Höhe beträgt etwa 15 μ, wobei 3—4 μ auf die Dicke der Cuticula fallen. Der runde Kern nimmt mit 8 μ Durchmesser den grössten Theil der Zelle ein; er enthält zahlreiche kleine Nucleolen, die in den Knotenpunkten eines achromatischen Maschennetzes hängen, und einen klaren Kernsaft, der sich mit Hämatoxylin kaum tingirt und nur einen bläulichen Schimmer annimmt[1]). Das Plasma ist sehr feinkörnig. An besonders gut conservirten Stellen (*c*) erkennt man an der Basis eine zarte Streifung, parallel der Längsachse der Zelle und unter der Cuticula einen schmalen hellen Saum, in dem die Körnelung zwar nicht völlig fehlt, aber äusserst zart ist (*a*). An vielen Zellen ist jedoch von diesem hellen Terminalstreifen nichts zu bemerken, sondern das Plasma ist überall gleichmässig.

Beim Uebergange in die Athemröhre (Fig. 1) werden die Zellen niedriger und die Cuticula nimmt rasch an Dicke ab, sodass sie an den eigentlichen Athemzellen (Fig. 2, *cut*) bei stärkster Vergrösserung noch eben als deutlich doppelt conturirte Membran zu erkennen ist. Der Terminalstreifen erhält eine deutliche Strichelung, die anfangs (Fig. 1) nur als schmaler Saum auftritt, weiter nach dem äussern Ende der Röhren zu rasch breiter und breiter wird, bis sie fast die ganze terminale Hälfte der Zelle durchsetzt (Fig. 2). Die Balken dieser Zone stehen dicht neben einander, und zwischen ihnen breitet sich ein klarer Zellsaft aus. Das feinkörnige Protoplasma mit dem Kern ist auf die basale Hälfte der Zelle beschränkt und scharf gegen die terminale abgesetzt. An günstigen Stellen erkennt man auch hier eine radiale Streifung, deren Elemente aber viel weiter aus einander stehen und kleine knotige Anschwellungen zeigen. An den in Formol

1) Diese und die folgenden histologischen Angaben beziehen sich auf Schnitte, die mit Grenacher's Hämatoxylin und mit Saffranin gefärbt und in Glycerin eingebettet waren. Kanadabalsam-Präparate lassen zu wenige Details erkennen. Untersuchung mit Zeiss' Apochromat 2 mm.

conservirten Exemplaren liessen sich diese Details weit besser erkennen, als an einem mit Pikrin fixirten Thiere. Eine ähnliche Zellstreifung ist neuerdings von Henseval[1]) für das Epithel der Gilson'schen Drüsen der Phryganiden beschrieben worden. Sie unterscheidet sich aber dadurch, dass etwas körniges Protoplasma auch auf den Streifensaum übertritt.

Die Athemzellen werden, wie auch die Epithelzellen, am Boden der Mantelhöhle durch schmale Spalträume von einander getrennt, in denen nicht selten (Fig. 1, 2, *sp*) sehr zarte intercelluläre Plasmabrücken zu erkennen waren. Da diese Spalten mit Saffranin sich nicht tingiren, sondern hell bleiben, so lassen sich die Zellgrenzen fast immer deutlich wahrnehmen, was ich mit Rücksicht auf die Amitosen besonders betone. Die Athemröhren besitzen keine bindegewebige Umhüllung, sondern ihre Zellen werden nach aussen direct vom Blute bespült.

An dem Kern der Epithelzellen spielen sich an der Wurzel der Athemröhren sehr erhebliche Veränderungen ab. Wie aus Figur 1 ersichtlich ist, verliert er seine runde Form und wird unregelmässig, indem er knospenförmige Auswüchse von wechselnder Länge treibt. Gleichzeitig schnürt er sich an verschiedenen Stellen seiner Oberfläche ein und wird scheibenförmig. Die Einschnürungen erfolgen vielfach von 2 sich gegenüber liegenden Punkten der beiden Hauptflächen der Kernscheibe aus und führen schliesslich zur Bildung von Löchern. Als Gesammtresultat ergeben sich in ganz geringer Entfernung vom Anfang der Athemröhre Kernformen, die äusserst vielgestaltig sind und als scheibenförmig, unregelmässig gelappt und durchbrochen charakterisirt werden können. Ein Blick auf die Figuren 2—8 wird den Leser hiervon überzeugen. Die Grösse dieser Kernscheiben ist natürlich grossen Schwankungen unterworfen, doch können 15 μ für die Breite oder Länge und 2—3 μ für die Dicke als Mittelwerthe gelten. Der feinere Bau aller dieser verschiedenen Kernformen ist stets der gleiche. Sie färben sich gut, erscheinen aber von der Fläche gesehen sehr viel blasser, als die Kerne im Epithel der Mantelhöhle, der Niere und des Ureters oder als die Kerne im Bindegewebe und der Muskulatur des Mantels. Es hängt dies damit zusammen, dass der Farbstoff

1) Henseval, M., Etude comparée des Glandes de Gilson. La Cellule. 11. p. 329—55.

fast ausschliesslich seinen Sitz in der Kernmembran und in den dieser anliegenden Nucleolen hat (Fig. 3—6). Der Kernsaft und das zarte, weitmaschige Gerüstwerk, welche das Lumen des Kerns durchsetzen, bleiben fast ungefärbt, d. h. sie nehmen nur einen ganz schwachen, bläulichen Hauch an. Intensiv gefärbte Nucleolen und Gerüstbalken finden sich in diesem achromatischen Netzwerk nur ganz vereinzelt. Betrachtet man nun einen solchen Kern von der Fläche, so erscheint er trotz guter Tinction im Vergleich mit rundlichen Kernen ziemlich blass, da das Chromatin fast ausschliesslich in oder an der dünnen Kernmembran vertheilt ist. Wie die Figuren erkennen lassen, sind die wandständigen Nucleolen verhältnissmässig gross und stehen weit auseinander. In einzelnen Kernen (Fig. 4, 5) des mit Pikrin fixirten Exemplares von Janella schauinslandi liess sich das achromatische Gerüstwerk nicht deutlich erkennen, sondern sie machten den Eindruck, als ob undeutlich begrenzte homogene, rundliche Ballen das Kerninnere erfüllten. Ich glaube dies Verhalten auf Rechnung einer nicht ganz genügenden Konservirung setzen zu müssen.

Ein genaueres Studium lehrt nun, dass Mitosen an diesen Kernen nicht vorkommen, dass aber amitotische Theilungen des Kerns mit gleichzeitiger oder darauf folgender Zelltheilung nicht gerade selten sind, und dass sie vornehmlich an der Wurzel der Röhren angetroffen werden. Da diese Röhren bei ihrer ersten Entstehung nur durch Ausstülpung von der Mantelhöhle aus gebildet sein können, so ist es begreiflich, dass auch weiterhin der Zellersatz für die verbrauchten Elemente durch Theilungen an der Basis der Röhren vermittelt wird. Der Beweis dafür, dass es sich hier um Theilungen handelt, würde absolut einwandsfrei nur durch Beobachtungen an lebendem Material zu gewinnen sein. Ich glaube aber, dass auch die an conservirten Thieren beobachteten Bilder keine andere Deutung zulassen. Derartige Theilungen würden vielleicht noch weit häufiger als auf Schnitten zu finden sein, wenn man die Röhrchen an frisch fixirtem Material isoliren und in Glycerin so untersuchen würde, dass sie durch Verschiebung des Deckglases um ihre Längsachse gedreht werden könnten. Auf Schnitten sind nämlich nur diejenigen Stellen zur Untersuchung geeignet, welche die Athemzellen von der Fläche zeigen, so dass ihre Grenzen deutlich festzustellen sind. Solcher Partien findet man aber begreiflicher Weise auf den Schnitten

nicht allzu viele, da auf ihnen die meisten Röhren quer oder längs durchschnitten sind.

Fig. 3 a zeigt drei Zellen vom Eingange der Athemröhren (etwa bei *ro*, Fig. 1). Die Kerne erinnern in ihrer Structur insofern an die Kerne der Mantelhöhle als noch zahlreiche Nucleolen sich über das ganze Kerninnere vertheilen. Schon auf diesem ersten Stadium, wo die Kerne lappige Fortsätze besitzen, aber noch nicht durchlöchert sind, kommt es zu amitotischen Theilungen, wie die Zelle *a* lehrt, welche doppelt so gross als *β* und *γ* ist und zwei Kerne aufweist.

In Fig. 3 sind 2 Kerne von der Fläche dargestellt, von denen der eine (*b*) durch eine auffallend tiefe Einschnürung seiner mittleren Region ausgezeichnet ist. Der engsten Stelle ist ein Nucleolus dicht vorgelagert und verstopft annähernd das Lumen des Kerns. In Fig. 4 ist die Zelle *e* ungewöhnlich lang, ungefähr doppelt so gross als die benachbarten Zellen *a*—*d*. Ihr Kern weist ebenfalls 2 Hälften auf, deren Lumina nicht mehr mit einander communiciren, da sich eine chromatische Scheidewand [1] durch die engste Stelle hindurchspannt. Nehmen wir an, dass diese Wand sich spaltet, so würde eine Zelle mit 2 annähernd gleich grossen Kernen resultiren. Ein solches Stadium ist in Fig. 6 abgebildet worden, wo die Zelle *d* ebenfalls ca. doppelt so gross wie die benachbarten ist. Da solche zweikernige Athemzellen äusserst selten sind und sich stets durch ungewöhnliche Grösse auszeichnen, so können sie nur als vorübergehendes Stadium gedeutet werden, das durch nachfolgende Zelltheilung zur Norm zurückkehrt. In andern Fällen spielen sich Zelltheilung und Amitose gleichzeitig ab. In Fig. 5 erscheinen die Zellen *a* und *b* bei oberflächlicher Einstellung deutlich von einander durch eine helle Spalte getrennt, bei tieferer Einstellung erweisen sie sich hingegen noch als continuirlich zusammenhängend. Die Zelltheilung hat hier also begonnen. Die beiden Kerne sind durch eine lange bandförmige Schleife verbunden, die noch nicht von der neugebildeten intercellulären Spalte berührt wird. Wahrscheinlich würde in diesem Falle bei fortschreitender Plasmatheilung auch die Durchschnürung des langen Verbindungsstranges der Kerne erfolgt sein. Bei den benachbarten Kernen *c* und *d*

1) Diese Scheidewand ist vom Lithographen nicht in den Kern eingezeichnet worden.

scheint Amitose und Zelltheilung ebenfalls erst vor Kurzem beendet zu sein, denn beide Kerne kehren einander zwei kurze Höcker zu und liegen, namentlich der von *d*, ungewöhnlich nahe dem intercellulären Spaltraume. Fig. 9 stellt eine doppelkernige Zelle mit ungleich grossen Kernen dar, während die zwei in Fig. 10 abgebildeten Zellen den Eindruck machten, als ob sie durch Theilung eines solchen Stadiums entstanden seien.

Die beschriebenen Bilder lassen sich meines Erachtens nur als Zelltheilungen mit amitotischer Kerntheilung deuten. Je mehr derartige Stadien ich gesehen habe, umsomehr bin ich von der Unmöglichkeit, sie anders beurtheilen zu können, überzeugt worden. Da solche Bilder wie Fig. 5 a und b recht selten sind, so komme ich zu dem Schlusse, dass die Kerntheilung der Zelltheilung in der Regel vorausgeht und nur ausnahmsweise mit ihr zusammenfällt. Obwohl ich viele Tausende von Kernen untersucht habe, ist mir nie eine Andeutung von echter Mitose zu Gesicht gekommen. Die Zellvermehrung scheint also ausschliesslich auf directem Wege zu erfolgen.

Dass Zelltheilungen häufig eintreten müssen in den Athemröhren lässt sich indirect erschliessen aus der grossen Zahl von degenerirenden Kernen und Zellen, die in allen Regionen, vornehmlich aber am blinden Ende derselben angetroffen werden und die natürlich einen Ersatz nöthig machen. In der Auflösung oder Ausstossung befindliche Zellen und Kerne sind in den Athemröhren so überaus häufig, dass ich anfangs glaubte, es mit pathologischen Zuständen zu thun zu haben. Erst als ich fand, dass alle 5 untersuchten Exemplare sich hierin gleich verhielten, obwohl vier von ihnen in Formol, eins in Pikrin fixirt worden waren und dass ferner alle diese Thiere gut, zum Theil sogar sehr gut conservirt waren, so dass z. B. die Cilien am Dache der Mantelhöhle, auf den Calottenzellen des Ureters und im Renopericardialgange vortrefflich zu sehen waren, und dass endlich in den Organen aus der nächsten Umgebung der Tracheallunge keine Degenerationserscheinungen, oder wenigstens nicht in grösserer Ausdehnung als sie in jedem normalen Gewebe vorkommen, constatirt werden konnten, erst dann habe ich diese Rückbildungsvorgänge als natürliche Stadien jenes Entwicklungsprocesses, der auch beim geschlechtsreifen Thiere andauert und erst mit dem Tode abschliesst, anerkannt. Es hält auch nicht schwer

festzustellen, weshalb der Zellverbrauch in diesem Organ ein so ungewöhnlich reger ist. Die Athemzellen werden besonders intensiv in Anspruch genommen, da sie eine doppelte Function zu erfüllen haben. Sie dienen nicht allein der Respiration, sondern sind auch zugleich Drüsenzellen, deren Secret fast in allen Röhren als glänzende homogene, sich nur schwach mit Saffranin, nicht aber mit Hämatoxylin färbende Kügelchen und Tropfen angetroffen wird (Fig. 1, 11—13, *schl*). Diese verkleben am Eingange der Athemröhren häufig untereinander zu grossen rundlichen Schollen und überziehen vielfach auch den Boden der Mantelhöhle (Fig. 1 *schl'*). An einzelnen Stellen war dies Secret in der Form feinkörniger Ballen niedergeschlagen worden. Im Leben wird es ohne Zweifel als schleimiger Ueberzug die Athemröhren auskleiden und die dünnen Zellwände derselben vor Austrocknung bewahren. Auf die secretorische Function dieser Zellen weist auch die geschilderte Streifung des Protoplasmas hin, die gerade bei Drüsenzellen vielfach beobachtet wird. Aus der Anordnung der die Mantelhöhle umgebenden Muskulatur und aus dem Vorhandensein eines muskulösen Diaphragmas unterhalb der Trachealiunge glaube ich schliessen zu dürfen, dass in der Mantelhöhle und in den Röhren ein periodischer Luftwechsel stattfindet. Contrahirt sich die erstere, während gleichzeitig das Athemloch sich schliesst, so wird die Luft bis in die Endspitzen der Röhren getrieben. Die umgekehrte Bewegung der Luft tritt ein durch Contraction des Diaphragmas, nachdem jene Muskeln in den Ruhezustand übergegangen sind. Dieser Mechanismus könnte nicht functioniren, wenn nicht die zarten Zellwände der Athemröhren vor der directen Berührung mit der Luft geschützt und somit vor der Gefahr des Eintrocknens und Schrumpfens bewahrt wären. Diese Auffassung macht auch die lappige unregelmässige Form der Kerne erklärlich. Die Arbeiten zahlreicher Autoren, namentlich die schönen Untersuchungen von Haberlandt[1]) und Korschelt[2]) haben gezeigt, welchen bestimmenden Einfluss der Kern auf die Lebensthätigkeit des Plasmas ausübt. Korschelt konnte nachweisen, dass beson-

1) Haberlandt, G., Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

2) Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. (Anat.) 4. 1891.

ders umfangreiche unregelmässig geformte Kerne sich mit Vorliebe in secernirenden Zellen finden, und er zieht hieraus mit Recht den Schluss, dass der Kern seine Oberfläche zu vergrössern sucht, um mit möglichst vielen Plasmatheilchen in directen Contact zu treten und sie intensiv zu beeinflussen. Da die Function der Zellen der Athemröhren eine doppelte ist, nämlich eine respiratorische und secretorische, erklärt sich die Gestalt ihrer Kerne aus dieser gesteigerten Thätigkeit. Korschelt beobachtete ferner mehrfach, dass der Kern in denjenigen Zellregionen, wo Assimilations- oder Secretionsprocesse vor sich gehen, seine scharfe Begrenzung verliert, was ebenfalls für eine innige Berührung zwischen Kern- und Plasmasubstanz spricht. Diesen Angaben gegenüber möchte ich hervorheben, dass die Kerne der Athemzellen ihre scharfe Contour nie einbüssen, was vielleicht damit zusammenhängt, dass gerade die Kernmembran bei ihnen der Sitz des Chromatins ist.

Ehe ich auf die Degenerationsprocesse näher eingehe, sei die Frage beantwortet, ob ausser an der Wurzel der Athemröhren, wo die Zelltheilungen mit Amitose stattfinden, noch sonst irgendwo in der Nähe eine Region mit mitotischen Zelltheilungen vorkommt. Wäre letzteres der Fall, so würde es zunächst wahrscheinlich sein, dass diese zweite Region mit Mitosen das Regenerationsgebiet für die verbrauchten Zellen bildet. Findet sich eine solche hingegen nicht, so ist der Schluss gestattet, dass jene Amitosen einen regenerativen Charakter besitzen. Da dieser Schluss den zur Zeit herrschenden Ansichten über die Bedeutung der Amitose zuwider läuft, so habe ich sehr sorgfältig die Wurzel der Athemröhren und ihre nächste Umgebung im Epithel der Mantelhöhle durchsucht, in der sicheren Erwartung hier Mitosen anzutreffen: aber nicht eine einzige ist mir zu Gesicht gekommen. Der enorme Zellverbrauch erheischt einen intensiven Ersatz, und fände dieser auf indirectem Wege statt, so müssten Stadien der Mitose aufzufinden sein. Solche fehlen, und somit liegt hier, wie es scheint, der erste sichere Nachweis einer regenerativen Amitose vor. Tief eingeschnürte, einfach gelappte oder durchbrochene Kerne sind an der Wurzel der Athemröhren so massenweise vorhanden, dass auch hierin ein indirecter Beweis für diese Auffassung liegt.

Die Degenerationsprocesse der Athemzellen sind sehr mannich-

facher Art, wie es überhaupt bei degenerirenden Geweben Regel zu sein scheint, dass die Zerfallserscheinungen eine grosse morphologische Variationsbreite besitzen. Der Todeskampf spielt sich je nach der grössern oder geringern Lebensenergie, welche der Zelle noch zukommt, auch äusserlich in verschiedener Form ab. Ich habe nun der Beobachtung dieser Veränderungen nicht allzuviel Zeit gewidmet, weil sie mich weniger interessirten, doch kann ich immerhin einige Angaben machen, die sich namentlich auf die Kerne beziehen. Am Protoplasma sind auffallender Weise Rückbildungen gar nicht oder nur in ganz undeutlicher Weise wahrzunehmen, was sich vielleicht daraus erklärt, dass es in den normalen Athemzellen schon sehr feinkörnig ist und weitere Details an ihm nicht wahrzunehmen sind. Jedenfalls beobachtet man an der absterbenden Athemzelle keine Vacuolen- oder Fettbildung, auch keine hyaline Degeneration. Die Rückbildung der Kerne kann nach drei verschiedenen Typen sich vollziehen.

1. Der Kern verliert seine Färbbarkeit fast ganz. Er wird ausserordentlich blass und zeigt mit Vorliebe die Gestalt eines grossen Ringes (Fig. 19 *c*). Die Membran, die Nucleolen und das Gerüstwerk sind auf diesem Stadium anfangs noch deutlich, später werden sie immer undeutlicher, und dann tritt Zerfall in kleinste Partikelchen ein. Diese Processe können sich an Zellen abspielen, die noch zwischen normalen Zellen liegen (Fig. 19 *c*) oder an solchen, die schon ausgestossen sind und ausserhalb der Röhren sich befinden (Fig. 15 *a*) oder im Innern derselben. Dieser Typus ist verhältnissmässig selten. Charakteristisch für ihn ist, dass die Kernform sich lange fast unverändert erhält, obwohl die Färbbarkeit und die Schärfe der Conturen allmählich immermehr schwinden. Man kann diese Art der Kerndegeneration deuten als eine langsame Auflösung ohne Zerbröckelung.

2. Der Kern zerbröckelt, nachdem die Membran zunächst geplatzt ist, ohne seine Functionsfähigkeit wesentlich einzubüssen und ohne seine Substanz vorher zu verdichten (Fig. 11). Die Bruchstücke sehen vielfach noch fast normal aus, aber zwischen ihnen liegen kleinere Brocken ohne Zusammenhang untereinander. Schliesslich tritt ein allgemeiner Zerfall ein. Dieser Typus ist weitaus der häufigste und lässt sich zusammenfassen als Zerbröckelung ohne vorherige Kernconcentration.

Auch er ist mit einer Ausstossung der Zelle nach innen oder aussen verbunden.

3. Der Kern concentrirt sich und macht ungefähr den rückläufigen Process durch, den er beim Einwachsen seiner Zelle von der Mantelhöhle in die Athemröhre überstanden hatte. Die lappigen Fortsätze werden kleiner oder theilweise genau eingezogen, er verliert die Scheibenform und nimmt wieder in vielen Fällen eine mehr oder weniger kugelige Gestalt an und zahlreiche Nucleolen treten auch im Innern des Kerns auf (Fig. 19 *b, d*, Fig. 13). Diese Veränderungen haben eine erhöhte Färbbarkeit zur Folge, und die Kerne sind in Folge dessen an ihrem dunklen Aussehen sofort zu erkennen. Hat der Kern in dieser Weise seine Substanz verdichtet, so können in einzelnen Fällen Zelltheilungen mit amitotischen Kerntheilungen eintreten, die gleichsam als das letzte Aufflackern der erlöschenden Lebenskraft anzusehen sind. Die dabei auftretenden Kernfiguren sind zuweilen sehr merkwürdiger Art. In Figur 18 sind 2 Kerne abgebildet, die noch durch 2 weniger stark gefärbte Stränge in Verbindung stehen; die kleinere Zelle ist von der grösseren schon deutlich getrennt mit Ausnahme eines breiten Plasmastreifens, in dem auch jene zwei Stränge liegen. In Figur 19 spannen sich sogar vier etwas blasser tingirte Balken zwischen den Kernen der Zellen *a* und *a'* aus. Diese sind vollständig von einander gesondert bis auf ein Plasmaband, welches den vordersten, der Zelle *d* zugekehrten Kernverbindungsstrang umhüllt, und zwei ebensolche Plasmastreifen um die beiden hintersten Stränge herum. Der Strang hingegen, welcher in der Zelle *a'* mit gegabelter Wurzel aus dem Kern entspringt, hat keine protoplasmatische Deckschicht, sondern zieht frei durch den intercellulären Spaltraum. In Fig. 13 sieht man eine Zelltheilung mit einfacher, hantelförmiger Durchschnürung des Kerns. In allen solchen Fällen sind die sich theilenden Kerne stark gefärbt und dadurch auf den ersten Blick von den oben geschilderten Amitosen, welche ich für normale Stadien halte, zu unterscheiden. Die in Degeneration befindlichen verdichteten Kerne zerfallen schliesslich in mehrere grössere oder kleinere stark tingirte Bruchstücke, die häufig noch durch kurze blasse Fäden theilweise untereinander zusammenhängen (Fig. 20 *h*, 17 *e*, 16 *a*, 12 *b*). Eingeleitet wird diese Zerbröckelung dadurch, dass in der dichten

Masse des Kerns einzelne blasse Parthien auftreten (Fig. 20 *a, b, c*), wodurch gestreckte, bandförmige Kerne wie segmentirt (Fig. 20 *i, k, l*) erscheinen können. Hier hat offenbar die Auflösung der Kernsubstanz begonnen, die nun entweder sofort zu Zerfall in einzelne Bruchstücke oder zunächst zur Bildung von Löchern (Fig. 20 *d, e, f*) führt. In vielen Fällen ist es freilich unmöglich zu entscheiden, ob grosse Löcher in Kernen dieser Art nicht einfach Reste aus dem früheren Stadium, vor der Concentration, darstellen. Der geschilderte Typus der Kerndegeneration kann als Kernzerfall nach vorheriger Substanzverdichtung bezeichnet werden. Er tritt, wie es scheint, meist nur vereinzelt auf. Bei der Mehrzahl der untersuchten Thiere (4) sind hierher gehörige Kerne nicht häufig, bei einem Exemplar hingegen sind sie massenweise vorhanden, so dass fast alle Kerne im letzten Drittel der Athemröhren diesen Process erkennen lassen. Er endet stets damit, dass die Kerne ausgestossen werden, und zwar meist nach aussen (Fig. 12 *b*, 16 *c*, 13 *b*), seltener in das Lumen der Röhren (Fig. 17 *e*). In manchen Fällen werden zuerst die degenerirenden Kerne oder ihre Bruchstücke entfernt, während das Protoplasma noch im Zellverbande verbleibt, um vermuthlich später abgeworfen zu werden (Fig. 17 *e*, 20 *l*, 16 *c*); in andern Fällen wandern Kern und Plasma gleichzeitig aus (Fig. 12 *b*, 16 *b*, 14 *a*, 13 *b*).

Es zeigt sich also, dass die Degeneration, mag sie sich im einzelnen auch verschiedenartig abspielen, doch stets mit einer Ausstossung der decadenten Elemente aus dem Zellverbande endet. Wenn diese hierbei nach aussen abgegeben werden, was die Regel ist, so werden sie entweder allmählich von der Hämolymphe aufgelöst, oder sie werden durch Phagocytose zerstört. Blutkörperchen (Fig. 15, 17 *bl*) finden sich massenweise zwischen den Athemröhren, was ja nicht weiter auffällig ist, da diese direct von der Hämolymphe des Dorsalsinus umspült werden. Interessanter ist es, dass auch die grossen Wanderzellen des Bindegewebes, die sogenannten „Plasmazellen" vielfach zwischen ihnen angetroffen werden, bei einzelnen Thieren in erheblicher, bei andern in geringerer Anzahl (Fig. 15, 17 *pl*). Beide betheiligen sich an der Zerstörung der Zerfallproducte und schmiegen sich häufig ganz eng an die Aussenseite solcher Athemzellen an, deren Kerne in Degeneration sich befinden, ja in einzelnen Fällen

dringen sie mit solcher Gewalt gegen sie vor, dass die Athemzellen nach innen vorgewölbt werden. Fig. 17 zeigt ein derartiges Stadium. Die Plasmazelle *pl* hat sich tief in die Wand der Athemröhre eingepresst und schon eine Hälfte des Kernes *d* aufgenommen. Die Grenzen zwischen dem Plasma der Athemzelle und der Plasmazelle sind ganz undeutlich, so dass es den Eindruck macht, als ob beide in einander übergingen. Neben der Plasmazelle liegt das kleinere Blutkörperchen *bl*, welches einen grossen, ganz blassen Kern einer Athemzelle aufgenommen hat und sich anschickt, das Kernbruchstück *b*, welches offenbar früher mit *a* zusammenhing, zu fressen. In Fig. 20 ist bei *h* die Endspitze einer Athemröhre mit anliegender Blutzelle wiedergegeben worden; die in letzterer liegenden vier rundlichen Kernbruchstücke entstammen ohne Zweifel dem in Zerfall begriffenen Kerne *h*. Aehnliche Bilder, die unzweideutig für das Vorkommen von Phagocytose sprechen, habe ich noch vielfach beobachtet, aber sie sind im Verhältniss zu der grossen Anzahl von Blutkörperchen, welche sich zwischen den Athemröhren aufhalten, nicht häufig. Ob dies an der kurzen Dauer des Fress- resp. Verdauungsaktes der Blutkörperchen liegt, oder daran, dass die Phagocytose hier neben der Auflösung der Zerfallsstoffe durch die Körpersäfte nur eine untergeordnete Bedeutung hat und nur vereinzelt auftritt, lässt sich kaum entscheiden.

II. Aeitella berghi (Fig. 2).

Bei dieser Art liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei der vorigen. Das Epithel der Mantelhöhle hat eine etwas andere Beschaffenheit als bei Janella schauinslandi, insofern als den kubischen oder stellenweise auch abgeplatteten Zellen eine dicke Cuticula fehlt. Sie werden von einer zarten Grenzmembran bedeckt, unter welcher das Protoplasma zuweilen einen hellen Terminalsaum bildet. Die Athemröhren tragen ein niedriges Epithel, dessen Zellen einen deutlichen gestrichelten Rand (Fig. 21) besitzen, der von einem klaren Zellsaft erfüllt ist und sich dadurch scharf von der basalen protoplasmatischen Zone unterscheidet. Die Athemröhren erhalten ein eigenartiges Aussehen dadurch, dass dort, wo die Kerne liegen, ihre Dicke zunimmt, und sie halbkugelig oder flach gewölbt gegen das Lumen der Röhre vorspringen. Verfolgt man die Epithelzellen von der Mantelhöhle

aus in die Wurzel der Röhren hinein, so bemerkt man dieselben Umgestaltungen der Kerne, die in Fig. 1 von Janella wiedergegeben worden sind. Die Kerne nehmen eine unregelmässige, lappige Form an und färben sich etwas schwächer als anfangs. Zum Unterschiede von Janella werden sie hingegen nicht scheibenförmig, erhalten keine Löcher, und ihr Chromatin vertheilt sich in Form von mittelgrossen Nucleolen durch das ganze Kerninnere, schmiegt sich aber nur vereinzelt der Kernmembran an. Die Tendenz zur Oberflächenvergrösserung ist also auch hier vorhanden, aber in weit geringerem Maasse als bei Janella. Die Kerne bleiben daher massig und treiben nur einzelne Ausläufer, ohne solche bizarre durchbrochene Formen anzunehmen, wie bei der andern Art. Diese lappigen Kerne zeigen nun in ihrer mittleren Region häufig tiefe Einschnürungen, die ich als Beginn einer Amitose deute, weil ich in einigen Fällen zwei Kerne von halber Grösse in einer Zelle antraf. Nachdem die Zellen in dieser Weise für den intensiven Zellverbrauch, der sich auch bei dieser Art in zahlreichen degenerirenden Kernen und ausgestossenen Zellen documentirt, Ersatz geschaffen haben, scheinen sie sich in vielen Fällen wieder zu verdichten und ihre lappigen Fortsätze einzuziehen, denn man findet in der äussern Hälfte der Röhren viele Kerne (Fig. 21), die einfach unregelmässig oval oder rundlich geformt sind und sich etwas intensiver färben als die lappigen Kerne. Die Kerndegeneration verläuft so wie bei dem Typus 2 von Janella: die Nucleolen concentriren sich theilweise, die Membran platzt und es folgt ein allgemeiner Zerfall, wobei die Tinctionsfähigkeit anfangs nicht verringert ist. Phagocytose war in einigen Fällen zu beobachten (Fig. 21, wo die in den Blutzellen liegenden Kernbruchstücke n' offenbar dem zerfallenen Kern n entstammen). Nach Andeutungen echter Mitose habe ich auch bei dieser Art vergeblich gesucht.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen lassen sich in folgender Weise zusammenfassen. In den Athemröhren der Janellen findet ein intensiver Zellverbrauch statt, der vermuthlich dadurch bedingt wird, dass die Athemzellen gleichzeitig der Respiration und der Secretion dienen und durch Schleimabsonderung das Eintrocknen der zartwandigen Röhren verhüten. Die absterbenden Zellen werden

grösstentheils nach aussen in den Sinus dorsalis abgestossen, wo sie theils durch Phagocytose zerstört, theils allmählich von den Körpersäften aufgelöst werden. Als Phagocyten fungiren Blutkörperchen und bindegewebige Wanderzellen (Plasmazellen). Einzelne der in Degeneration befindlichen Zellen theilen sich vor ihrer Ausstossung noch auf directem Wege. Der Ersatz für die verbrauchten Zellen wird geliefert durch Zelltheilungen, die vornehmlich an der Wurzel der Röhren stattfinden und bei denen der Kern sich ausschliesslich amitotisch theilt. Die Kerne der Athemzellen zeichnen sich durch besondere Grösse der Oberfläche aus. Bei Aeitella berghi besitzen sie unverzweigte lappige Fortsätze, bei Janella schauinslandi kommen hierzu Verästelungen und Durchlöcherungen der scheibenförmig entwickelten Kernmasse. Das Protoplasma der Athemzellen zerfällt in eine feinkörnige basale Zone, welche den Kern umschliesst, und in einen verschieden breiten Terminalstreifen, der von dichtstehenden parallelen Balken durchzogen und von einem klaren Zellsaft erfüllt wird.

Ich füge hier noch hinzu, dass bei einer sehr jungendlichen, 7 mm langen Janella verrucosa v. Martens (var. fasciata) die Kerne der Athemröhren schon stark verästelt und auch schon zahlreiche Zellen in Degeneration befindlich waren. Die hier geschilderten Verhältnisse entstehen demnach schon in zartester Jugend und dauern das ganze Leben hindurch, was als weitere Stütze der von mir vertretenen Ansicht geltend gemacht werden kann, dass sie als normale, an jedem Individuum sich abspielende Processe anzusehen sind. Das Beispiel der J. verrucosa zeigt ferner, dass diese Degenerationserscheinungen nicht in die Kategorie der senilen Veränderungen gehören.

Zum Schlusse dieser kleinen Untersuchung gehe ich auf die Frage ein, warum durch Amitose und nicht auf indirectem Wege der Ersatz für die verbrauchten Kerne geliefert wird. Vermuthlich ist die verästelte, äusserst unregelmässige Gestalt der Kerne hierfür verantwortlich zu machen. Wollte ein solcher Kern den complicirten Weg der Mitose einschlagen, so müsste er sich zunächst vollständig concentriren, d. h. alle Seitenzweige einziehen und beträchtliche Formveränderungen durchmachen. Um diese zu vermeiden, schnürt der Kern sich einfach durch. Einen zweiten Grund sehe ich darin, dass diese Kerne nur gleichartige Ele-

mente aus sich hervorgehen lassen. Ihre Theilproducte werden immer wieder zu Kernen von Athemzellen und gehen nicht theilweise in andere Gewebe über. Dies berechtigt zu der Annahme, dass sie nur physiologisch gleichwerthige Molecüle enthalten, nur eine Art von Iden im Weismann'schen Sinne, die daher bei der Theilung keine verwickelten Umlagerungen durchzumachen brauchen. Ziegler[1]) und vom Rath[2]) vertreten energisch die Hypothese, dass die Amitose nie bei der Regeneration verbrauchter Zellen in Kraft tritt, sondern stets einen „mehr oder weniger deutlich erkennbaren degenerativen Charakter" zeigt. An einer Stelle (1, p. 756) schreiben sie hierzu: „dies wird dadurch erwiesen, dass in solchen Geweben, in welchen ein continuirlicher oder periodischer Zellenverbrauch stattfindet, bei dem Ersatz Regenerationszellen betheiligt sind, welche sich mitotisch theilen; jedoch kann es vorkommen, dass die Mitosen nicht zu jeder Zeit vorhanden sind, und folglich ihre Auffindung sehr erschwert ist." So sehr ich im übrigen den Anschauungen dieser Forscher beipflichte, so glaube ich dennoch, dass sie mit diesen letzten Sätzen zu weit gehen. Ich meine gezeigt zu haben, dass in einem specialisirten Gewebe die directe Kerntheilung mit gleichzeitiger Zelltheilung den Ersatz für die verbrauchten Elemente liefern, also einen regenerativen Charakter besitzen kann. In den Athemröhren der Janellen spielt die Degeneration eine so gewaltige Rolle, dass auch ein ausgiebiger Ersatz eintreten muss. Bei aufmerksamem Suchen könnten die Mitosen nicht zu übersehen sein, denn diese sind viel leichter zu erkennen, als Durchschnürungsstadien an sich schon sehr unregelmässiger Kerne. Ich stelle meine Präparate gern jedem, der weiter an ihnen Jagd auf Mitosen machen will, zur Verfügung, da ein Uebersehen derselben meinerseits natürlich nicht ausserhalb jeder Möglichkeit liegt. Zunächst aber muss ich an meiner Ansicht umsomehr festhalten, als auch keine theoretischen Bedenken dagegen sprechen,

1) Ziegler, H. E., Die biologische Bedeutung der amitotischen Kerntheilung. Biolog. Centralblatt 17. 1891. p. 372 ff. — Ziegler, H. E. und Vom Rath, O., Die amitotische Kerntheilung bei Arthropoden. Ibid. p. 744 ff.

2) Vom Rath, O., Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa II. Z. f. w. Z. 57. 1894. p. 145 ff.

dass eine an den Endpunkt ihrer histologischen und physiologischen Differenzirung gelangte Zelle ihre gleichwerthigen Tochterzellen durch einfache Durchschnürung entstehen lässt, falls sie noch lebenskräftig ist. Ich bezweifele nicht, dass in einiger Entfernung von den Röhren Mitosen bei den Epithelzellen der Mantelhöhle vorkommen, obwohl ich keine angetroffen habe, aber diese Zellen sind von den Athemzellen so verschieden, dass eine vereinzelte Mitose derselben nicht in Beziehung zur Regeneration der Athemzellen gebracht werden kann.

Endlich möchte ich noch hervorheben, dass die geschilderten Phagocytosen von einigem Interesse sind, weil meines Wissens diese Art der Zerstörung verbrauchter Elemente unter den Evertebraten bis jetzt nur bei Formen, die in der Metamorphose begriffen sind, beobachtet worden ist. Hier bei den Janellen aber hat die Phagocytose die Bedeutung eines während des ganzen (normalen) Lebens andauernden Processes.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVIII.

Sämmtliche Zeichnungen sind bei Zeiss Apochromat 2 mm und den Ocularen 6, 8 oder 12 entworfen.

Die Figuren 1—20 beziehen sich auf die Athemröhren von Janella schauinslandi.

Fig. 1. Ursprung der Athemröhre (*ro*) aus der Mantelhöhle (*cav. pall.*). *a, b, c* = Epithel des Bodens der Mantelhöhle. *schl, schl'* = Secrettropfen.

Fig. 2. Athemzelle im Querschnitt; *cut* = Cuticula.

Fig. 3. Zwei Athemzellen von der Fläche gesehen aus dem Anfang der Röhre; *sp* = intercellulärer Spalt, *a* = normaler Kern, *b* = ein in der Durchschnürung begriffener Kern.

Fig. 3a. Zellen am Eingange der Röhre von der Fläche gesehen. Bei *a* grosse doppelkernige Zelle.

Fig. 4. Zellen gleich hinter dem Eingange der Röhre. *a—d* Kern normal, *e* = Kern mit chromatischer Scheidewand.

Fig. 5. Aus derselben Region. Das Plasma der Zellen *a* und *b* hat sich theilweise durchgeschnürt, hängt aber noch in der Ebene des Verbindungsstranges der Kerne zusammen. *c, d* = Zellen nach vollendeter Durchschnürung.

Fig. 6. Aus derselben Region. Bei *d* sehr grosse, doppelkernige Zelle.

Fig. 7. Scheibenförmiger durchlöcherter Kern einer Athemzelle von der Fläche gesehen.

Fig. 8. Scheibenförmiger verästelter Kern einer Athemzelle von der Fläche gesehen.

Fig. 9. Athemzelle mit 2 verschieden grossen Kernen.

Fig. 10. Zwei Athemzellen, die wahrscheinlich früher eine einzige Zelle bildeten.

Fig. 11. 12. Athemzelle mit zerbröckeltem Kern in der Ausstossung. *schl* = Schleimtropfen im Lumen der Athemröhre.

Fig. 13. Querschnitt durch das terminale Ende einer Athemröhre mit stark tingirten, degenerirenden Kernen. Bei *a* Degenerations-Amitose, bei *b* ausgestossene Zelle.

Fig. 14. Längsschnitt aus dem mittleren Abschnitt einer Röhre mit einer (oder 2?) halb nach innen ausgestossenen Zelle.

Fig. 15. Schrägschnitt aus der terminalen Hälfte einer Röhre. *bl* = Blutkörperchen; *pl* = bindegewebige Wander(Plasma)zelle; bei *a* ausgestossene Zelle mit ganz blassem, langsam sich auflösenden Kern; *b*, *c*, *f* = normale scheibenförmige Kerne; *d*, *e* = concentrirte, degenerirende Kerne.

Fig. 16. Querschnitt durch das Terminalende einer Röhre. *a* = zerbröckelter Kern; *b* = ausgestossene Zelle; *c* = halb ausgestossenes Kernbruchstück.

Fig. 17. Schrägschnitt aus der ersten Hälfte einer Röhre. Eine Plasmazelle (*pl*) und ein Blutkörperchen (*bl*) in Phagocytose; *c* = zerbröckelter Kern.

Fig. 18. Aus der terminalen Hälfte. Degenerations-Amitose.

Fig. 19. Aus der mittleren Region einer Röhre. Regenerirende Kerne: *a*, *a'* in Amitose; *b*, *d* in Concentration; *c* = in langsamer Auflösung.

Fig. 20. Aus der Terminalregion mehrerer Röhren. Degeneration concentrirter Kerne.

Fig. 21. Aneitella berghi. Athemröhre mit 2 normalen Kernen und einem zerbröckelten, der von zwei Blutkörpern zerstört wird.

Berlin, im December 1897.

Bemerkung zu M. Nussbaum's Notiz über meinen Aufsatz „Die Ausfuhrwege der Harnsamenniere des Frosches".

Von

Dr. **O. Frankl**, Wien.

Nussbaum wirft mir in obiger Notiz [1]) vor, ich habe in meiner Arbeit [2]) die daselbst niedergelegten Befunde als etwas Neues hingestellt, — als wäre erst durch mich der Zusammenhang zwischen Malpighi'schen Körperchen und abführenden Samenwegen entdeckt worden. Von einer neuen Angabe ist hier überhaupt nicht zu sprechen möglich, da ja schon 1863 Hyrtl den Zusammenhang beschrieben hat, gegenüber anderen Autoren, welche denselben leugneten. Dass mir Nussbaum's Arbeiten zur Zeit der Herausgabe meiner Abhandlung nicht bekannt waren, gebe ich zu, und habe ich, durch Nussbaum aufmerksam gemacht, mich überzeugt, dass auch er den obgedachten Zusammenhang festgestellt hat.

Was indess Nussbaum weiter sagt, ist einer Aufklärung von meiner Seite bedürftig. Dass die einzelnen Batrachier Verschiedenheiten im Bau der Niere aufweisen, ist mir selbst bekannt, zumal ich ja damit beschäftigt bin, alle mir zur Verfügung stehenden Anuren auf obige Verhältnisse zu untersuchen. Vorläufig habe ich blos den ersten Theil, die Darlegung der Verhältnisse beim Frosch veröffentlicht. Unter „Frosch" versteht man hier, in Wien, sofern kein Beiwort zugefügt wird, stets Rana esculenta, den physiologisch gewöhnlich verwendeten Frosch, allenfalls noch temporaria. Alle anderen Batrachier führen andere deutsche Bezeichnungen. Wenn also in meiner Abhandlung der Name „Rana esculenta" nicht besonders hervorgehoben wurde, so ist dies, glaube ich, nebensäch-

1) Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 51, 1. Hft.
2) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1. Hft.

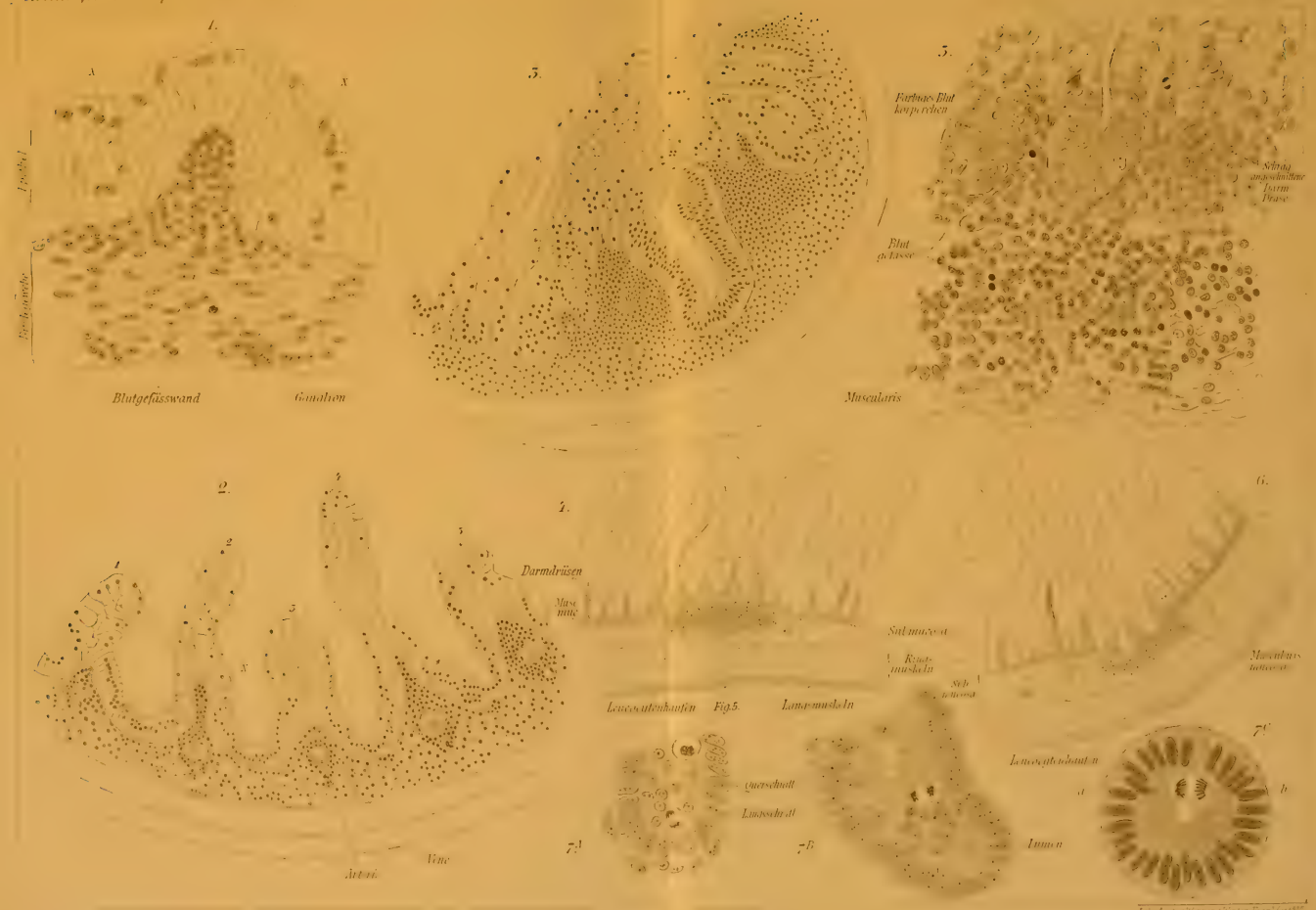
lich. Uebrigens habe ich meinen Vortrag im Wiener physiologischen Club seiner zeit angekündigt, wie folgt: „Injection des Leydig'schen Ganges bei Rana esculenta."

Was die übrigen Anuren anlangt, so wies ich am Ende meiner Arbeit auf die bevorstehende Veröffentlichung weiterer Untersuchungen, für welche die Präparate mir bereits grossentheils vorliegen, hin; doch bringt es meine Methode mit sich, dass ich vor dem Frühjahre an eine Fortsetzung der Arbeit nicht gehen kann.

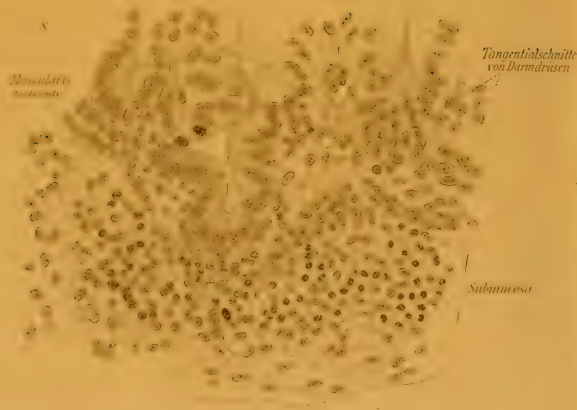
Zur Erklärung dafür, dass mir Nussbaum's Arbeit entgangen ist — was ja auch nach Nussbaum's eigener Angabe Anderen passirt ist —, diene der Umstand, dass dieselbe weder vermöge ihres Titels („Bau und Thätigkeit der Drüsen") noch durch anderweitige Citirung mir leicht bekannt werden konnte.

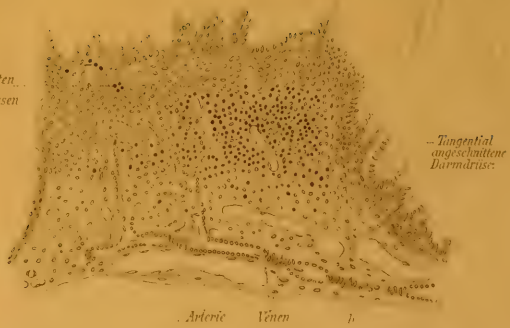
Wenn Nussbaum die Priorität vor meiner Arbeit in Anspruch nimmt, so erkenne ich ihm dieselbe natürlich zu, bemerke aber, dass es sich mir nicht darum gehandelt habe, ein von mir gefundenes Novum vorzubringen, sondern lediglich darum, auf Grund genauer Untersuchungen an vielen vollständigen Serien injicirter und nicht injicirter Froschnieren einen Beitrag zur Lösung einer Frage zu liefern, die auch jetzt noch nicht vollständig abgeschlossen ist.

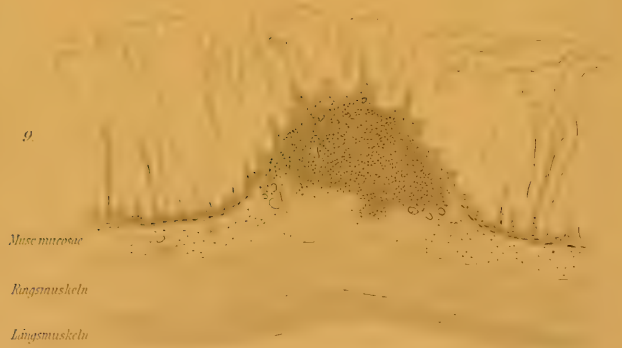
Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

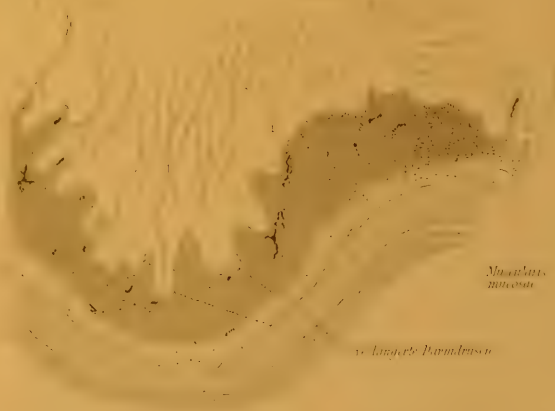


Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


Tangentialschnitte von Darmdrüsen
Submucosa


Leucocyten in Blutgefässen
Tangential angeschnittene Darmdrüse
Arterie
Vénen


Musc. mucosae
Ringsmuskeln
Längsmuskeln


Muscularis mucosae

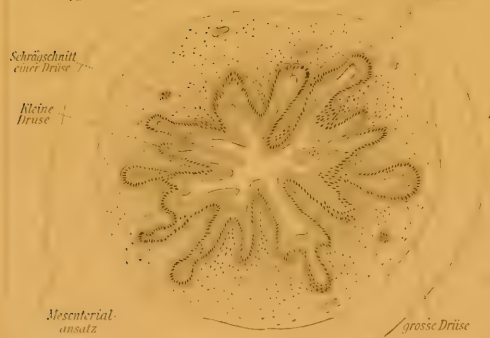
12.

14.

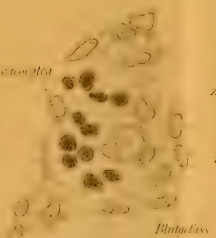
13.

15.

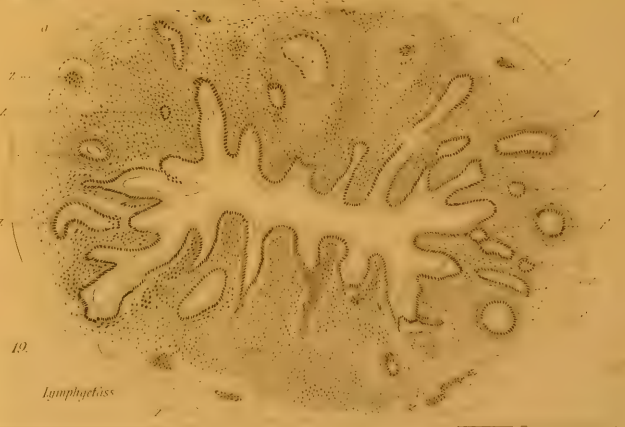
16.

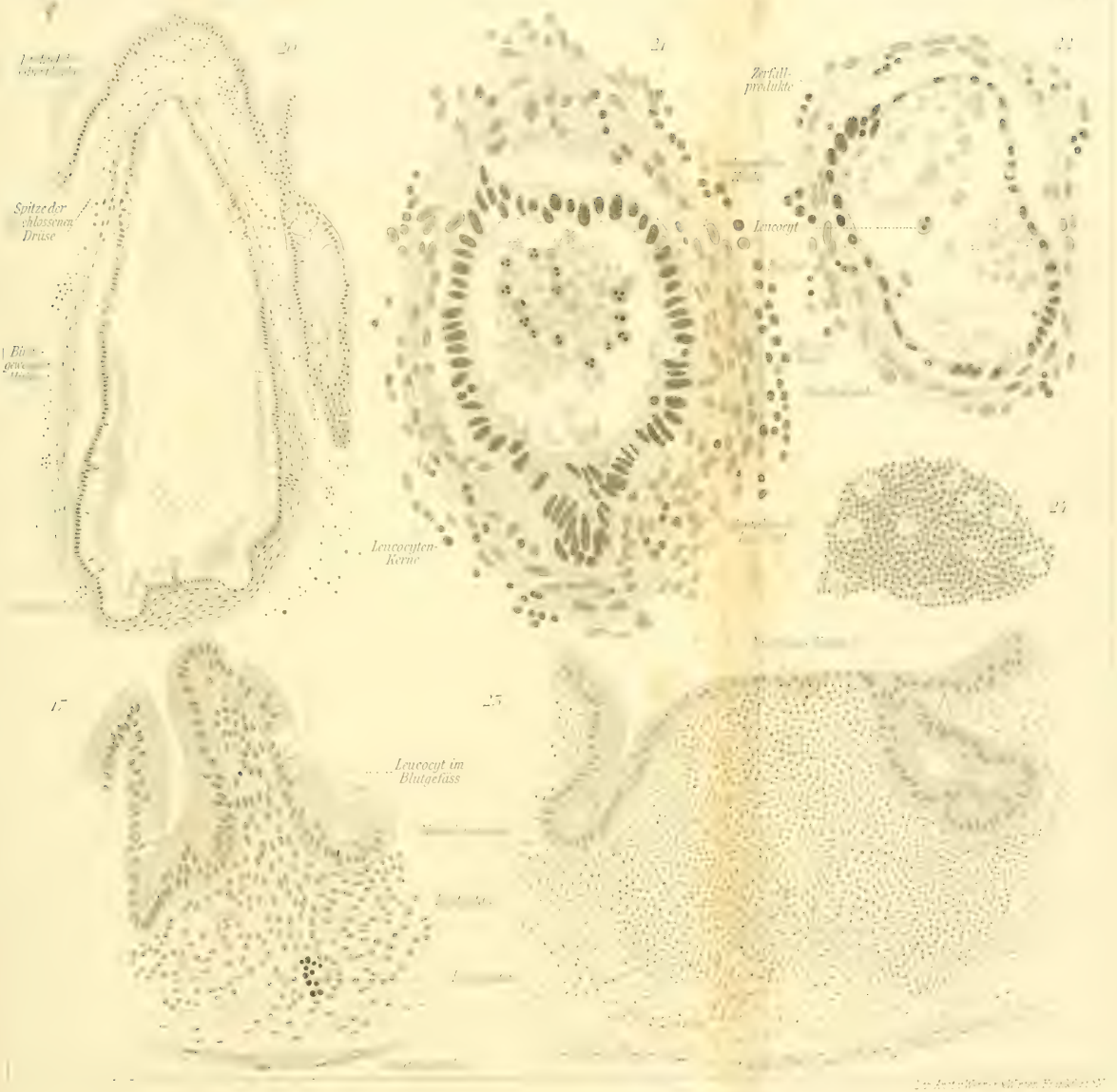


18

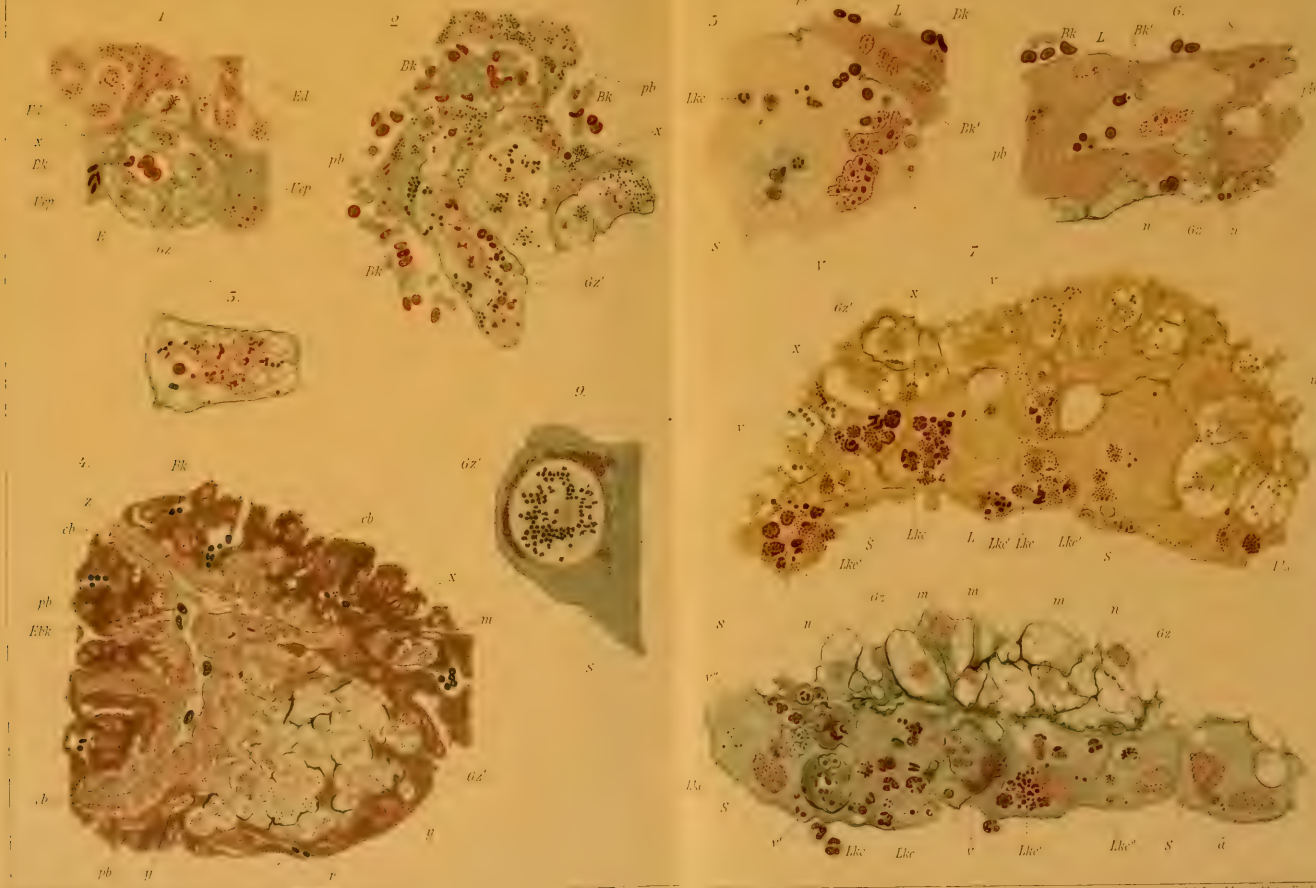


19.

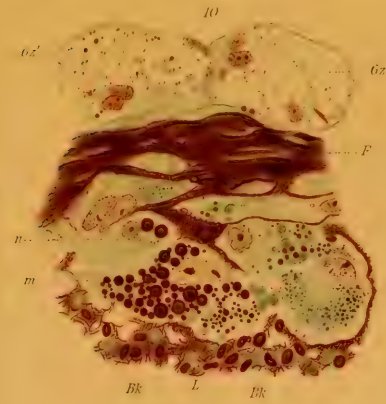



20
Spitze der
schlossenen
Drüse
21
Leucocyten-
Kerne
22
Zerfall-
produkte
Leucocyt
23
17
Leucocyt im
Blutgefäss

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

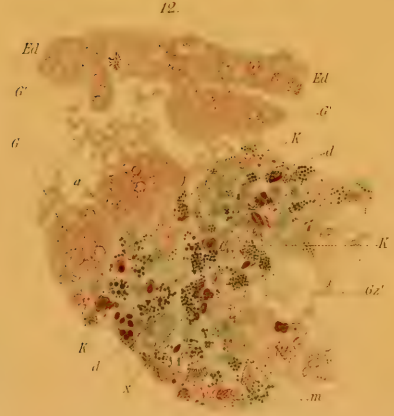


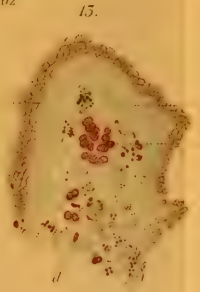
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

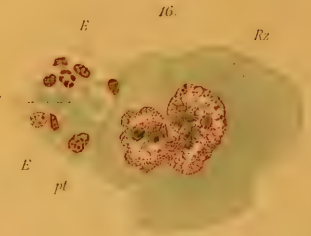

10
Gz'
Gz'
F
m
Bk
L
Bk

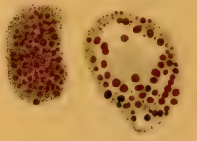
11.
Gz'
C
E
L
L
Llc
S
Rz
Gz'

15.
Rz
E
m
m'
18
17.
Rz
Muc
M
M
M
M
Rz
E

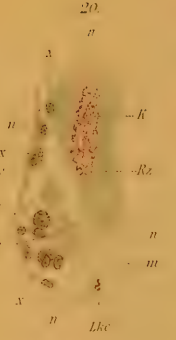

12.
El
Ed
G'
K
d
K
Gz'
K
d
m

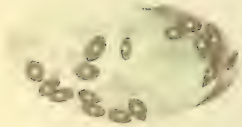

13.
Vcp
Vcp
d

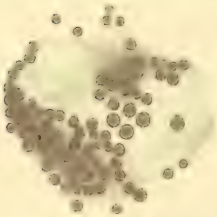

16.
E
Rz
C
E
pl

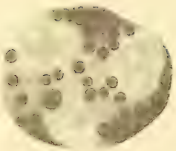

14.

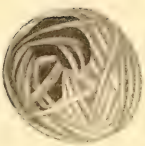
19.
K
y
X
a
b
X
a


20.
n
K
Rz
n
m
Rz'
n
m
Llc



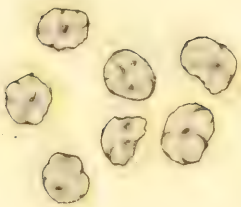




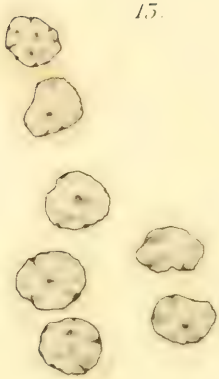


11.

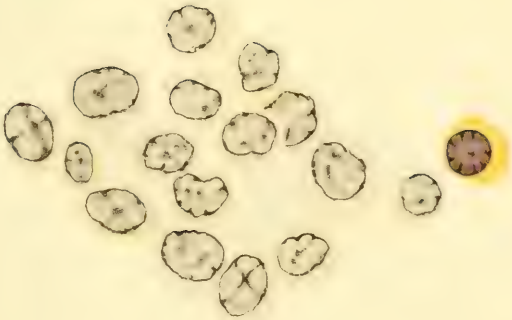
12.



13.

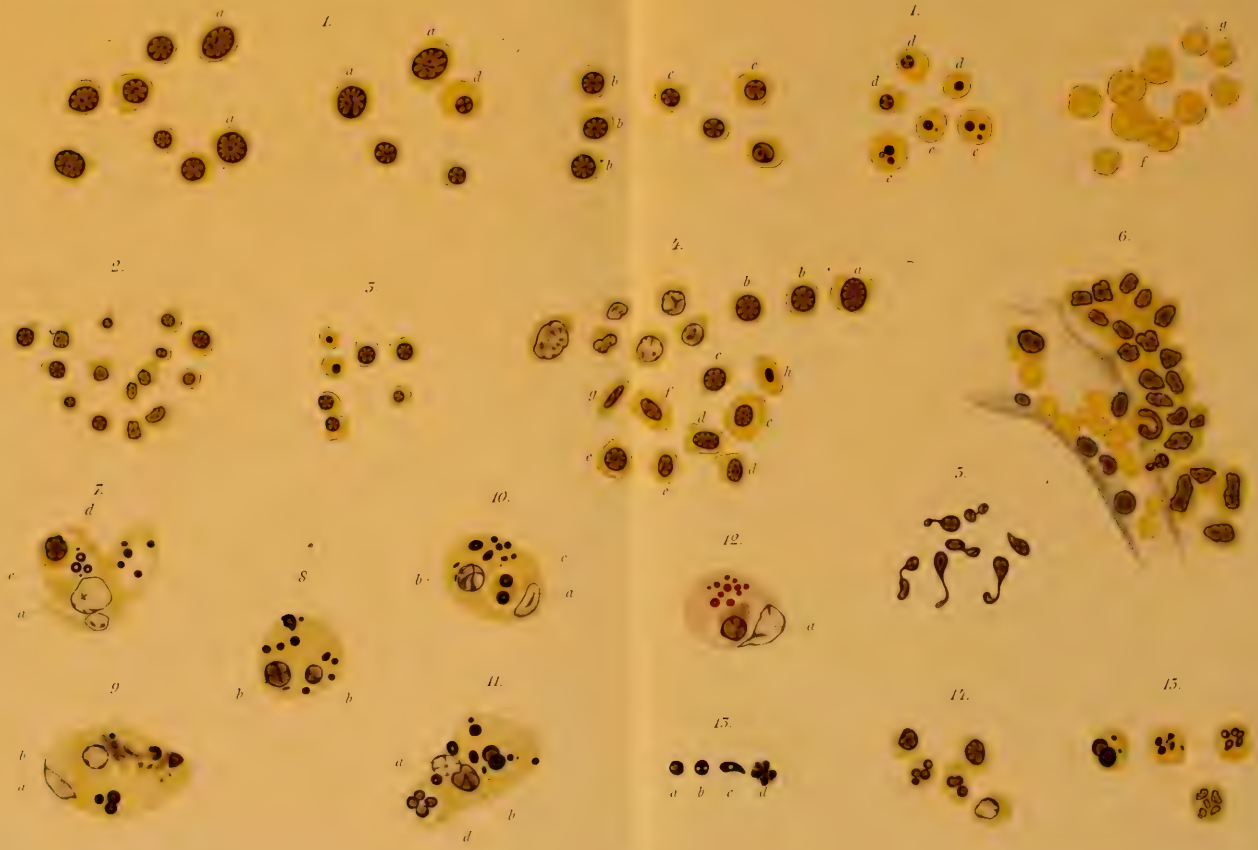


14.

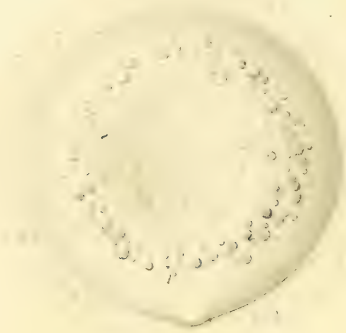


15.

16.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.

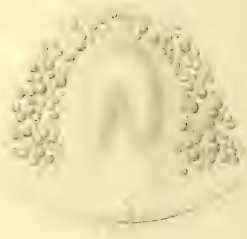
1.



2.

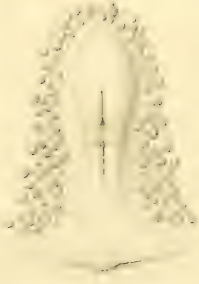
1a.

4.

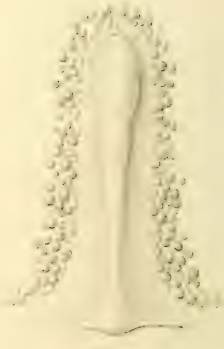


5.

6.



7.



9.

9a.

11.

10.

10a.

12.

11.

13.

12.

13a.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

1.

2

Sp. zoon.

Detritus ech.

Sp. fid.

Ll. Sp. cyt.

Fussz.

Sp. gon.

3

Sp. fid.

mittelgr. Sp. cyt.

Sp. gon.

Fussz.

Sp. fid.

Sp. zoon.

Fussz.

Ll. Sp. cyt.

Sp. gon.

4.

Fussz.

Uebg. Sp. gon.

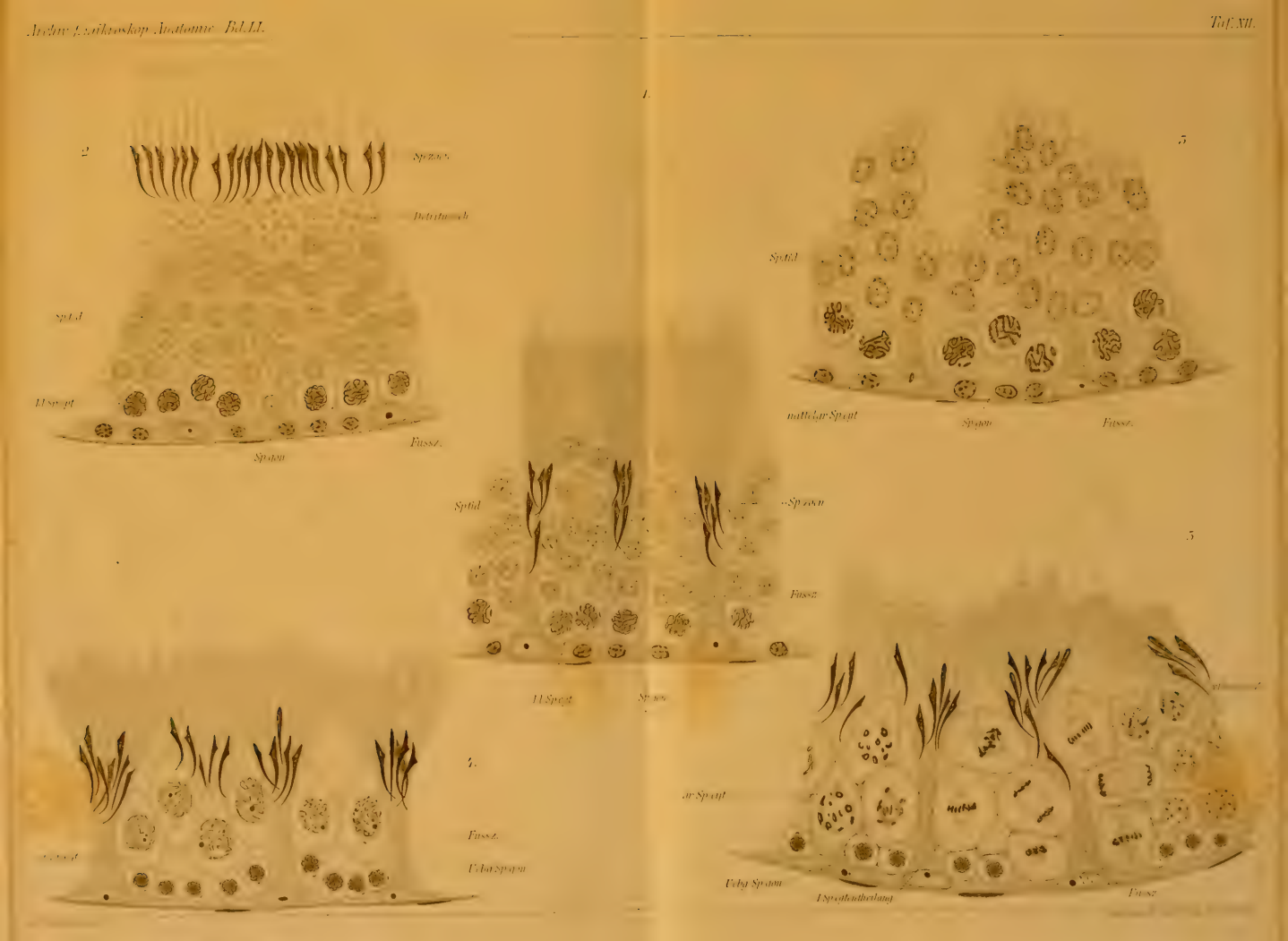
5

gr. Sp. cyt.

Uebg. Sp. gon.

Ll. Sp. cyt. Theilung

Fussz.



6.
9.
chromat. N. körper
Sphäre
7.
chromat. N. körper
Sphäre im Centrum
Kernkörp.
Intranucl. körp.
chromat. N. körper
chromat. N. körper
10.
Sphäre
8.
Intranucl. Nebenkörper

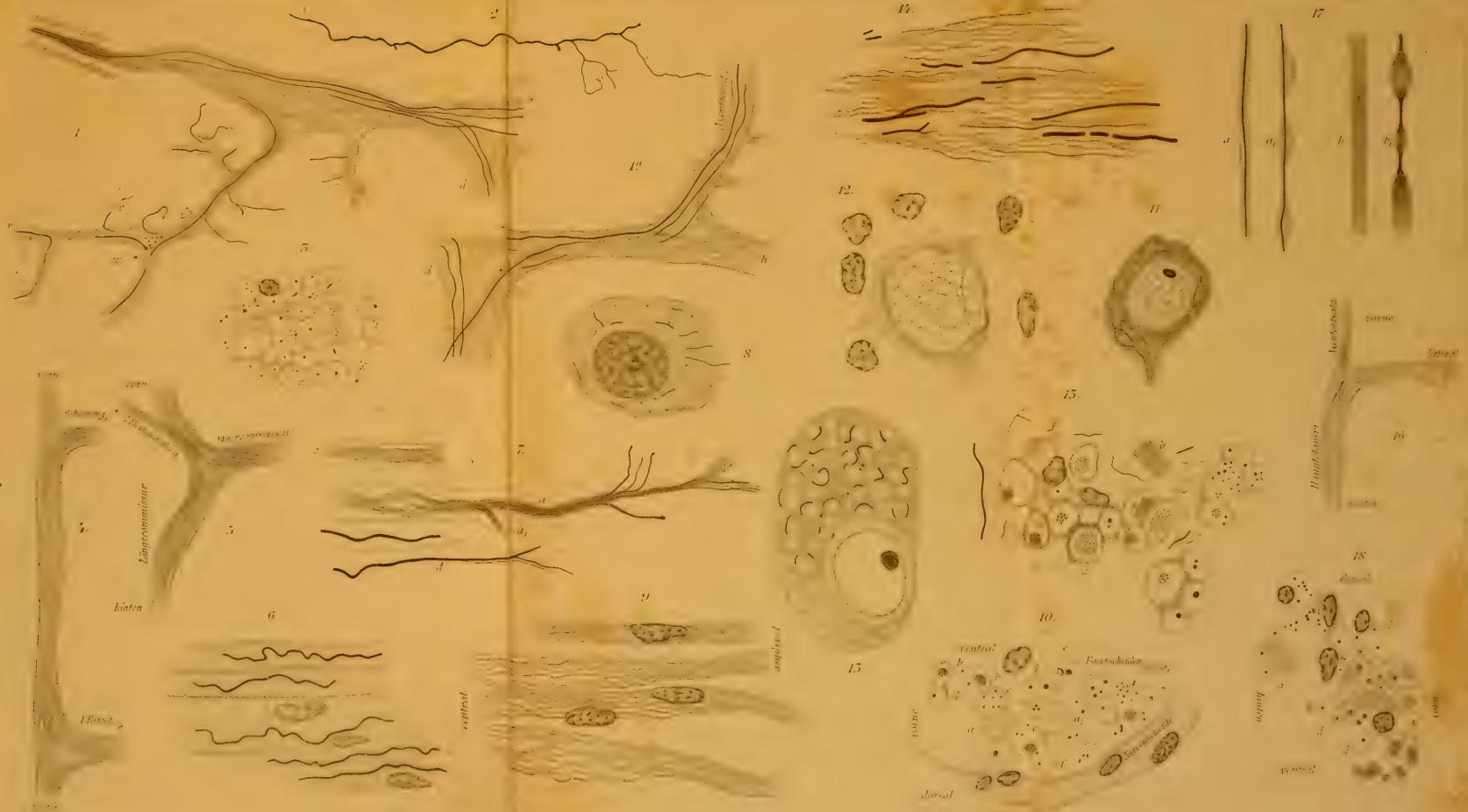
11.
Sphäre
12.
Sphäre
15.
chromat. N. körper
14.
13.

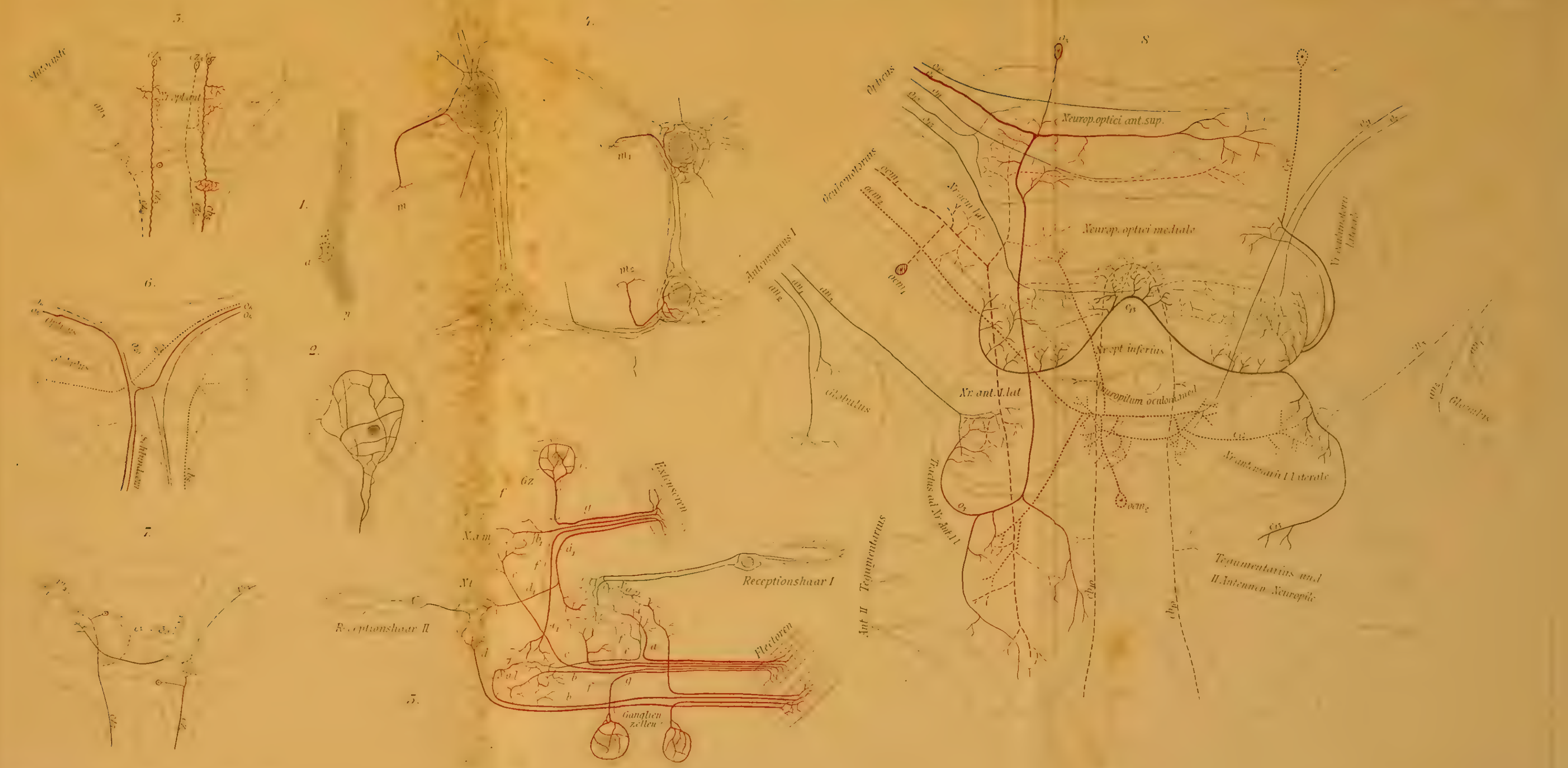
16.
17.
18.
Sphaere
chromat. X-Körper
Centrosomen mit Achs. fad.
22.
23.
24.
26.
27.
27.
28.

19.
20.
Sphaerenast
21.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
29
37.
38.
39.
Kopfkappe
Mesosoma
40.
Mesosoma
Kutikula
Kopf
Endknöpfchen
Mittelst.

19.
1.
2.
3.
4.
16.
17.
18.
20.
22.
23.
24.
21.

...druck von F. Schmitz, Bern.


Längscommissur
hinten
ventral
dorsal
vorne
Hauptstamm
Ventralstamm


Neurop. optici ant. sup.
Neurop. optici mediale
Opticus
Oculomotorius
Antennarius I
Globulus
Nr. ant. I. lat
Neuropilum oculom. med.
Tractus ad Nr. Ant. II
Tegumentarius
Tegumentarius und II. Antennen Neuropile
Receptionshaar I
Receptionshaar II
Extensoren
Flectoren
Ganglien zellen
Ant. II

1.

2.

5.

6.

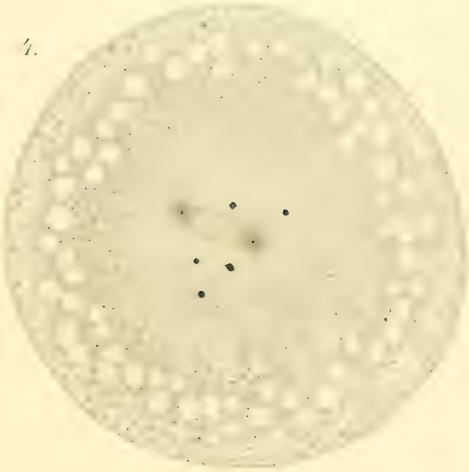
9.

10.

J. Baracz del.

3.

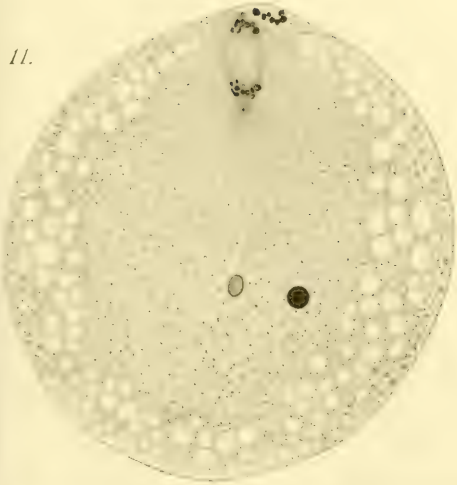
4.



7.

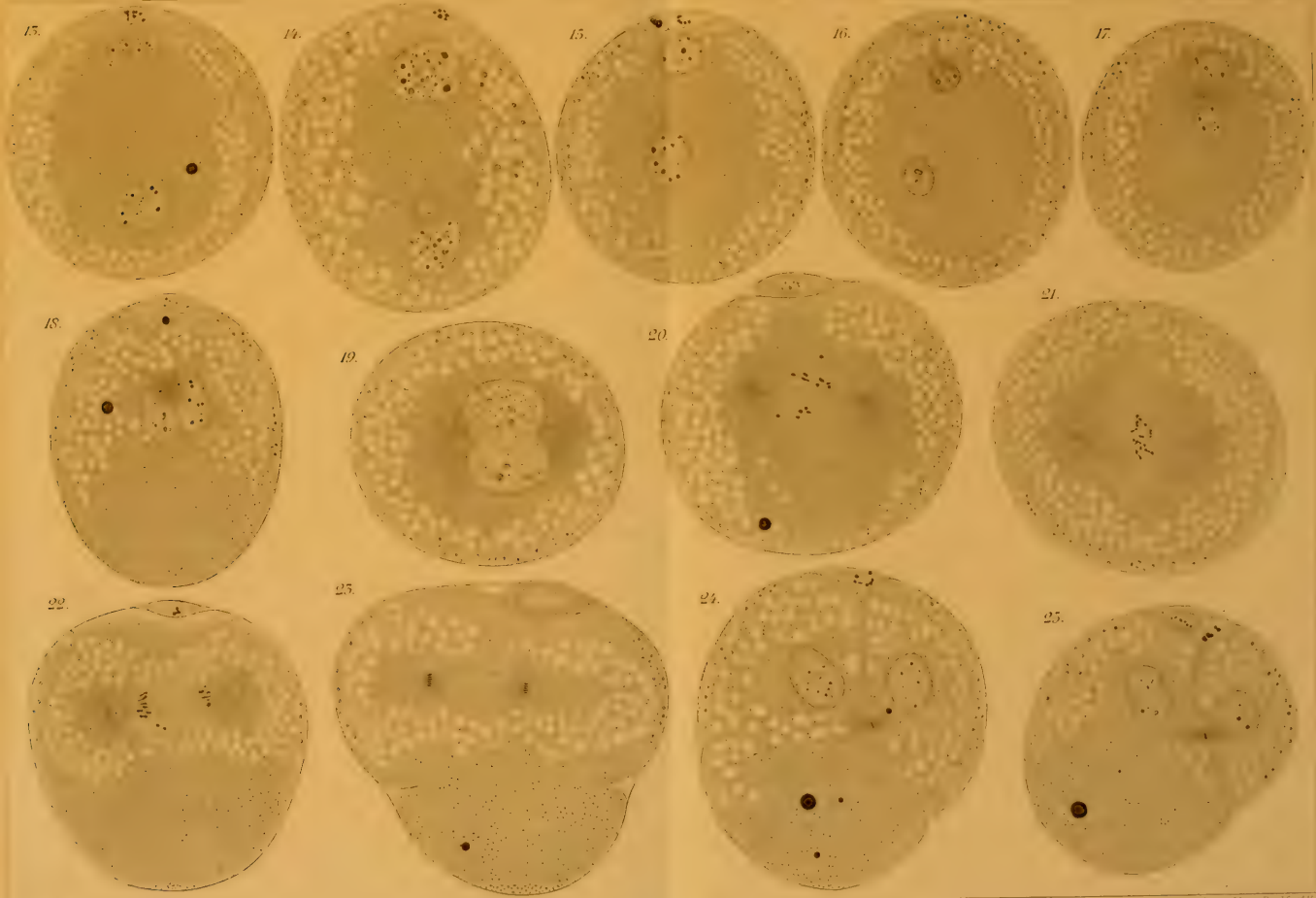
8.

11.



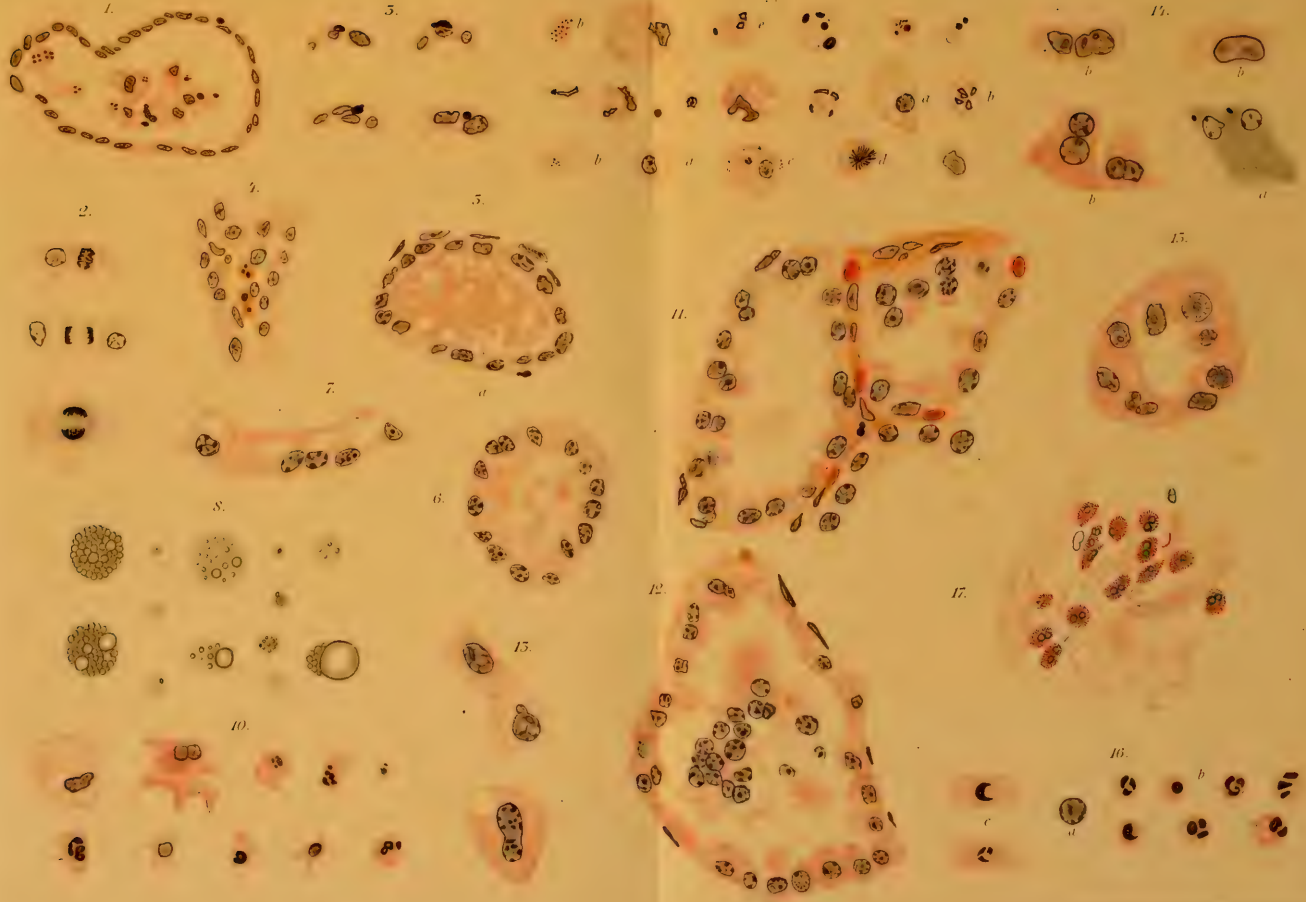
12.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

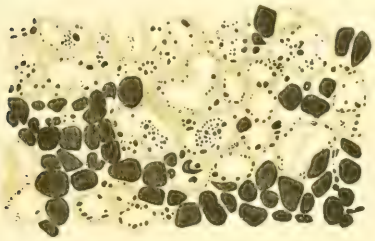


J. Baragz del.

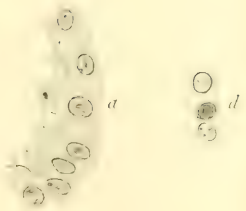
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

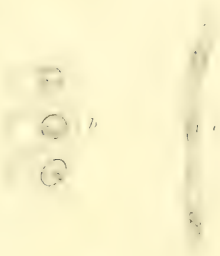

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.

18.



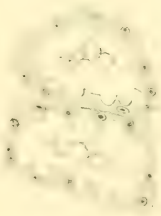
19.



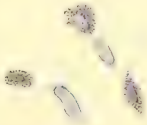


20.

21.

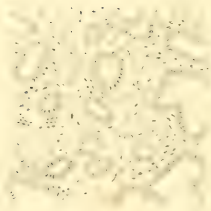


22.

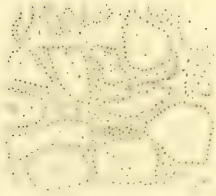


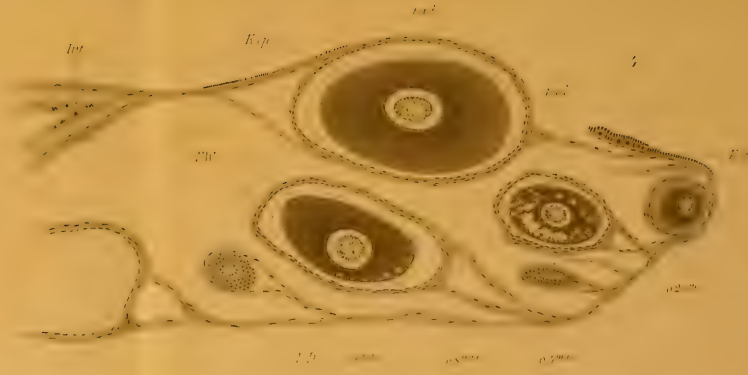
23.

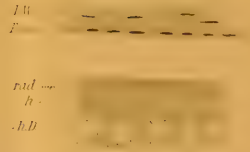
24.

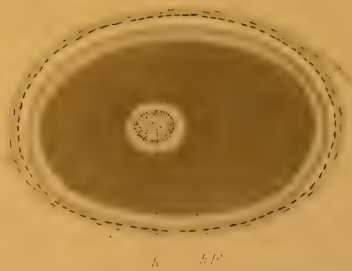


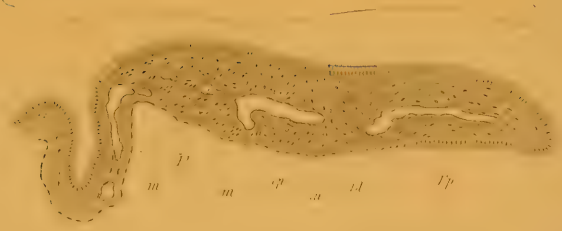
25.

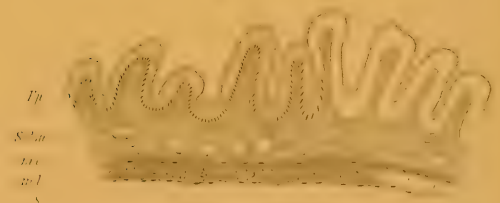




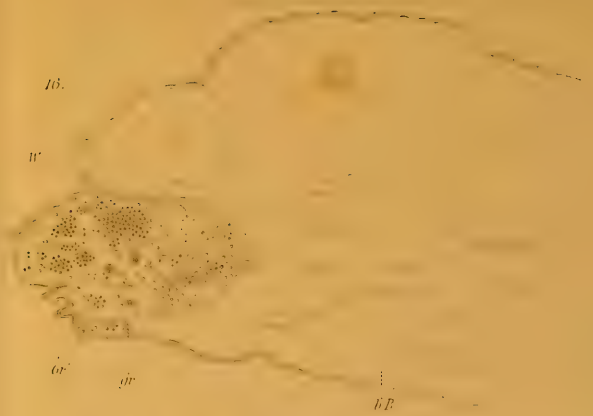




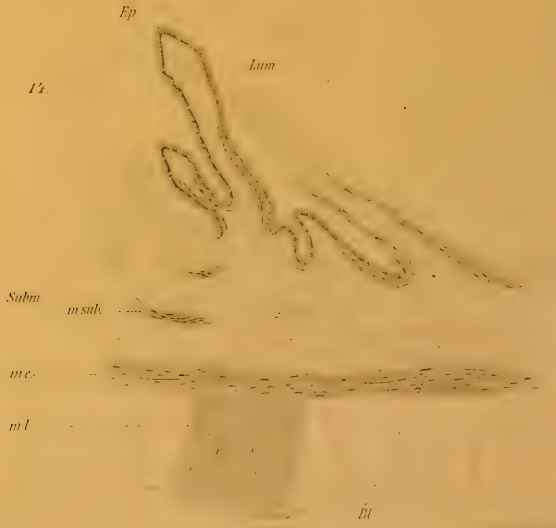




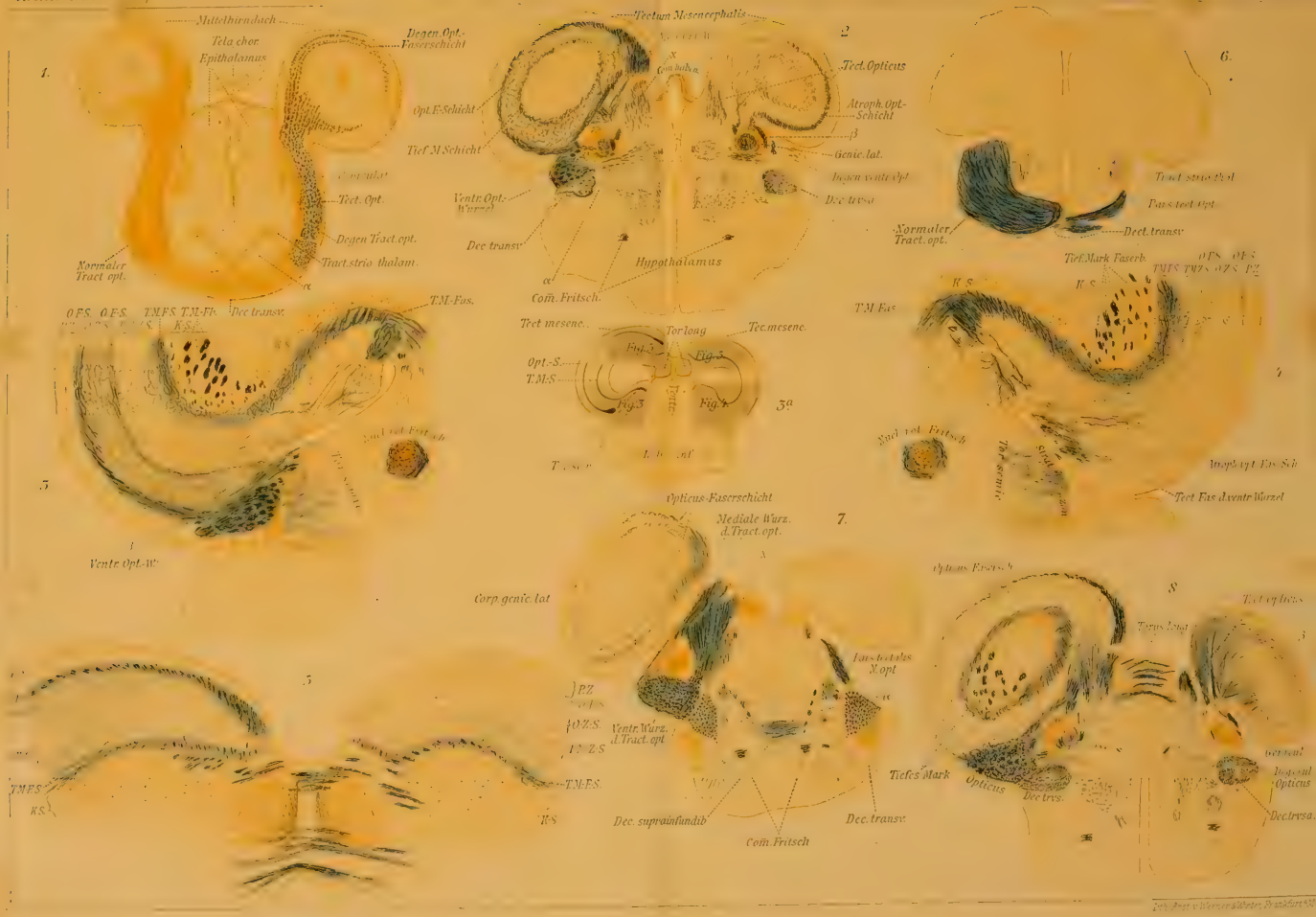
ventr.
15.
Ep
D


16.
W
Gr
Gr
V.P.

VI
D'
dors.


Ep
17.
Lum
Subm
m sub.
m c.
m l
Bl

1.
2.
3.
4.
5.
6.


Mittelhirndach
Tela chor. Epithalamus
Degen. Opt.-Faserschicht
1.
Opt. F. Schicht
Tief. M. Schicht
Tect. Opt.
Degen. Tract. opt.
Tract. strio thalam.
Normaler Tract. opt.
T.M. Fas.
O.F.S. O.F.S. T.M.F.S. T.M.-Fb. Dec. transv.
K.S.
Ventr. Opt.-W.
Tectum Mesencephalis
2
Tect. Opticus
Atroph. Opt.-Schicht
Genic. lat.
Dec. trvsa
Ventr. Opt.-Wurzel
Dec. transv
Hypothalamus
Com. Fritsch.
Tect. mesene.
Tor. long
Tec. mesene.
Opt.-S.
T.M.-S.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
3a
6.
Tect. Opticus
Fas. tect. Opt.
Dect. transv.
Normaler Tract. opt.
Tief. Mark Faserb.
O.F.S. O.F.S.
T.M.F.S. T.M.F.S. P.Z.
K.S.
T.M. Fas.
Tect. Fas. d. ventr. Wurzel
Opticus-Faserschicht
Mediale Wurz. d. Tract. opt.
7.
Corp. genic. lat
Fas. tect. des N. opt
Ventr. Wurz. d. Tract. opt.
P.Z.
O.Z.S.
T.M.F.S.
Dec. suprainfundib
Dec. transv.
Com. Fritsch
8
Opticus Faserschicht
Tect. opticus
Tiefes Mark
Opticus
Dec. trvs.
Dec. trvsa

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02631

1428